ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
6
ИЮНЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 72 (1987) № 6

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах,
Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев,
Б. Н. Норин (*зам.главного редактора*), А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян
(*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*),
М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova
(*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*),
A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass,
V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev,
A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров,
Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров,
Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов,
К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. П. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva,
S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko,
G. Sh. Nakhutzrichvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto,
K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. В. Едемская, Г. А. Лебедева*

Сдано в набор 11.03.87. Подписано к печати 10.06.87. М-17178. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.30.
Усл. кр.-отт. 13.75. Уч.-изд. л. 15.77. Тираж 2389. Тип. зак. 1350.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 6

УДК 576.1 : 631.526

О. Н. Коровина

Н. И. ВАВИЛОВ О ПЕРВИЧНЫХ ЦЕНТРАХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

O. N. KOROVINA. N. I. VAVILOV ON THE PRIMARY CENTRES OF CILTIVATED PLANT ORIGIN

Предложен аннотированный перечень 13 центров происхождения культурных растений. Для каждого центра приводятся главнейшие культурные растения и их дикорастущие сородичи.

Выдвигая идею о локализации эволюционных этапов филогенеза культурных растений в разных частях земного шара, Н. И. Вавилов 60 лет назад (1926) обосновал выделение пяти древних очагов происхождения культурных растений из местной флоры. Позже (1935) он внес дополнения и изменения в расшифровку этих очагов. Опираясь на материалы личных исследований, используя при этом ряд методов (исторической географии, ботанико-географического анализа, гибридологический и цитологический), требующих привлечения и изучения огромного ботанического материала из разных стран, Вавилов установил 6 очагов и 2 центра происхождения культурных растений.

Согласно исследованиям Вавилова, для возникновения первичного очага происхождения и развития культурной флоры необходимы 2 условия: наличие в местной флоре дикорастущих видов, пригодных для введения в культуру, и возникновение древней земледельческой цивилизации. Однако эти условия не всегда совпадают (Синская, 1969), ибо в глубокой древности отдельные культурные растения могли попасть в тот или иной очаг из соседних стран с более высокоразвитым земледелием. И все же основное значение в создании большинства культурных растений имели окружающие человека дикорастущие виды, которые являлись исходным материалом для одомашнивания и формирования культурных растений.

Нужно отметить, что Вавилов постоянно критически анализировал свои публикации, развивая и углубляя их главные выводы в последующих работах. И уже в 1940 г., и в работе, опубликованной в 1962 г., Вавилов приводит 7 основных первичных центров происхождения культурных растений, выделяя в некоторых из них очаги. Так, ранее рассматриваемые им Индийский и Индо-Малайский очаги в 1940 г. он относит к Южно-Азиатскому тропическому центру (а в работе 1962 г. он назван Тропическим). Переднеазиатский и Среднеазиатский очаги он отнес к Юго-Западно-Азиатскому центру, в котором выделены 3 очага, а Южно-Американский центр (1935) он переименовывает в Андийский (1940, 1962).

Впоследствии Е. Н. Синская (1969) писала, что по мере накопления относящихся к характеристике очагов фактов становилось ясно, что термин «очаг» не вполне отражает содержание понятия, так как создает представление о сравнительно небольших территориях, что не соответствует идее Вавилова.

Понятия о центрах и очагах происхождения культурных растений (Синская (1969) считала их тождественными) получили дальнейшее развитие в трудах соратников и последователей Вавилова — Е. Н. Синской (1969), П. М. Жуковского (1971), А. И. Купцова (1975) и др.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1987 г.

Синская (1969), стремясь выявить более широкие географические связи, взаимовлияние и взаимопроникновение культурных флор основных центров, ввела в результате тщательного анализа состава культурных флор разных регионов земного шара более широкое понятие историко-географической (или географической) области.

Она различала 5 основных географических областей, а внутри каждой из них — свои подобласти. Восточно-Азиатская и Южно-Азиатская области почти целиком соответствуют центрам, выделенным Вавиловым (1940, 1962). Древнесредиземноморскую же область Синская представляла очень широко — относила к ней Средиземноморский и Юго-Западно-Азиатский центры. Абиссинский центр вошел в Африканскую область. А выделенные Вавиловым Центрально-Американский и Андийский центры она объединила в Новосветскую область.

Исследования Синской, развивающие идеи Вавилова о центрах происхождения культурных растений, являются крупным вкладом в науку. Она значительно уточнила перечень возделываемых растений, а также их дикорастущих сородичей.

Дикорастущие сородичи культурных растений — это виды естественной флоры, эволюционно-генетически близкие к культивируемым растениям, используемые человеком для интродуцирования, введения в культуру, а также для скрещивания с целью получения более совершенных сортов.

Основываясь на самых широких исследованиях ученых многих стран, а также на материалах личных поездок в разные страны мира, Жуковский расширил представления о центрах происхождения культурных растений и их дикорастущих сородичей, уточнил номенклатуру таксонов.

Принимая в целом центры по Вавилову, Жуковский в период 1969—1971 гг. предложил 12 центров, назвав их генцентрами происхождения культурных растений.

Купцов (1975) данные о полиморфизме многих культурных растений сопоставил с историческими и археологическими и, приняв за основу работы предшественников, привел 10 очагов древнейшего автохтонного земледелия, где возникли первые культурные растения. Он считает эти очаги первичными. Впоследствии в результате контактов между народами и государствами возникли вторичные очаги культурной флоры мира (их мы в данной статье не рассматриваем). Очаги культурной флоры представляют собой комплекс результатов интродукционных работ земледельческих народов, которые образовывали государства древности в том или ином регионе Земли (Купцов, 1975).

Сторонниками существования вавиловских центров происхождения культурных растений являются и многие зарубежные ученые (Kurth, 1957; Harris, 1967; Schwanits, 1969; Harlan, 1971; Barrau, 1975; Mathon, 1981, и др.).

Так, J. Barrau (1975), признавая центры Вавилова и одобряя осуществленное Жуковским выделение Австралийского, Индостанского и Индонезийско-Индокитайского центров, предлагает добавить к ним в качестве самостоятельных центров Западную Микронезию и Новую Гвинею.

Богатой по содержанию и интересной по замыслу является одна из последних работ C. Mathon (1981). Эта публикация посвящена исследованию и анализу центров происхождения культурных растений и составлена с учетом данных археологии и палеогеографии. Mathon анализирует и подробно характеризует в своей работе 8 древних центров концентрации культурных растений, называя их регионами, при этом он указывает наибольшее число культурных растений для региона Ближнего Востока Средиземноморья (230 видов) и наименьшее — для Австралийского региона (18). Объединив в один регион Средиземноморский и Переднеазиатский центры, он очень слабо освещает состав культурных растений и их дикорастущих сородичей Переднеазиатского центра (и особенно Кавказа). По непонятным причинам остался не освещенным в его работе Среднеазиатский центр.

Дальнейшее изучение и использование генофонда центров имеют огромное значение не только для развития селекции, но и для стратегии охраны генетического разнообразия флоры культурных растений (особенно примитивных сортов народной селекции) и их дикорастущих сородичей.

Центры и очаги происхождения культурных растений

Вавилов, 1926 (очаги)	Вавилов, 1935	Вавилов, 1940	Вавилов, 1962	Синская, 1969	Жуковский, 1971 (генцентры)	Купцов, 1975 (очаги)	Borrau, 1975 (центры)	Mathon, 1981 (регионы)
Юго-Восточная Азия	Китайский очаг	Восточно-Азиатский центр	Восточно-Азиатский центр	Восточно-Азиатская область Подобласти: Северо-Восточно-Азиатская, Юго-Восточно-Центрально-Китайская	Китайско-Японский	Китайский		Китайско-Японский
	Индийский очаг	Южно-Азиатский тропический центр: Индийский очаг	Тропический центр	Южно-Азиатская область Подобласти: Южные районы Китая, Индия, Шри Ланка	Индостанский	Индийский	Индостанский	Юго-Восточной Азии и островов Тихого океана
	Индо-Малайский очаг	Индокитайский очаг,		Бангладеш, Индокитай	Индонезийско-Индокитайский			
		Островной очаг		Малазия и п-ов Малакка		Индонезийский		Новая Гвинея
Юго-Западная Азия		Юго-Западно-Азиатский центр:	Юго-Западно-Азиатский центр:	Древнесредиземноморская область Подобласти:				
	Переднеазиатский очаг	Кавказский очаг, Переднеазиатский очаг	Кавказский очаг, Переднеазиатский очаг	Передней Азии	Переднеазиатский	Переднеазиатский		Ближнего Востока
	Среднеазиатский очаг	Северо-Западно-Индийский очаг	Северо-Западно-Индийский очаг	Средне-Юго-Западной Азии	Среднеазиатский Европейско-Сибирский	Среднеазиатский		

Продолжение

Вавилов, 1926 (очаги)	Вавилов, 1935	Вавилов, 1940	Вавилов, 1962	Синская, 1969	Жуковский, 1971 (генцентры)	Купцов, 1975 (очаги)	Borrau, 1975 (центры)	Mathon, 1981 (регионы)
Средиземноморский	Средиземноморский очаг	Средиземноморский центр	Средиземноморский центр	Средиземноморья	Средиземноморский	Средиземноморский		Средиземноморья
Абиссинский	Абиссинский очаг	Абиссинский центр	Абиссинский центр	Африканская область	Африканский	Эфиопский Западно-Суданский		Африканский
Новый Свет (Мексика и Перу)	Южно-Мексиканский и Центрально-Американский центр	Центрально-Американский центр: Горный Южно-Мексиканский и Центрально-Американский очаги, Вест-Индский островной очаг	Центрально-Американский центр: Горный Южно-Мексиканский и Центрально-Американский очаги, Вест-Индский островной очаг	Новосветская область	Северо-Американский	Мексиканский		Северной Америки
					Центрально-Американский			Центральной Америки
	Южно-Американский центр: Чилоанский очаг, Бразильско-Парагвайский очаг	Андийский центр: Андийский очаг, Чилоанский очаг, Баготанский очаг	Андийский центр: Андийский очаг, Чилоанский очаг, Баготанский очаг		Южно-Американский Перуанский			Южной Америки
					Австралийский		Австралийский	Австралийский
							Западной Микронезии	Полинезийский

С целью эффективного осуществления охраны дикорастущих сородичей культурных растений и староместных сортов народной селекции из центров происхождения культурных растений мы на основе анализа и обобщения ряда работ, а также существующих в науке трактовок состава и содержания центров предлагаем их перечень (см. таблицу).

I. Восточно-Азиатский центр

По Вавилову: Юго-Восточная Азия (1926), Китайский очаг (1935), Восточно-Азиатский центр (1940, 1962). По Синской (1969): Восточно-Азиатская область, включающая две подобласти — Северо-Восточную и Юго-Восточно-Центрально-Китайскую. По Жуковскому (1971): Китайско-Японский генцентр. По Купцову (1975): Китайский очаг.

Центр охватывает умеренную зону Китая (бассейны рек Хуанхэ и Янцзы), Японию, п-ов Корею и южную часть Приморского края советского Дальнего Востока. Только в пределах последнего нами было обнаружено около 150 видов дикорастущих сородичей культурных растений, использованных человеком в селекции (Никитин, Бондаренко,[1] 1975).

Вавилов приводил для характеристики этого центра перечень из 136 важнейших культур, считая при этом, что по богатству родового и видового потенциалов культурных растений этот центр выделяется среди других (Вавилов, 1967). Жуковский (1971) связывает с этим центром 96 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей.

Типичными автохтонными культурными растениями этого центра являются виды родов: *Secale* L., *Cerasus* Mill., *Prunus* L., *Mespilus* L., *Cydonia* Mill., *Actinidia* Lindl., *Schisandra* Michx., *Panicum* L., *Fagopyrum* Mill., *Abutilon* Mill., *Diospyros* L. и др. (Синская, 1969; Купцов, 1975).

II. Индонезийский центр

По Вавилову: Индо-Малайский очаг (1935), Южно-Азиатский тропический центр (только Островной очаг, 1940), Тропический центр (частично, 1962). По Синской (1969): Южно-Азиатская область (только южная часть п-ова Малакка и Малайский архипелаг). По Жуковскому (1971): Индонезийско-Индокитайский генцентр (исключая п-ов Индокитай). По Купцову (1975): Индонезийский очаг.

Как указывает Купцов (1975), этот центр связан с группой древних австралоидных народов. В него входят южная часть п-ова Малакка, острова Калимантан, Суматра, Ява, Сулавеси, Филиппины, Новая Гвинея и все мелкие острова.

Индонезийский центр — это область влажных тропиков, здесь зародились культуры хлебного дерева *Artocarpus integer* (Thunb.) Herr, ямса *Dioscorea alata* L., кокосовой пальмы *Cocos nucifera* L., мангустана *Garcinia mangostana* L., виды бананов *Musa* и других растений (Купцов, 1975). Вавилов (1940) считал, что в этом центре возникло 55 основных видов культурных растений, Жуковский (1971) — 32 вида.

III. Индостанский центр

По Вавилову: Юго-Восточная Азия (только Индия, 1926), Индийский очаг (1935), Южно-Азиатский тропический центр (только Индийский очаг, 1940), Тропический центр (только Индия, 1962). По Синской (1969): подобласть Южно-Азиатской области (Индия, Шри Ланка и северная часть Бирмы). По Жуковскому (1971): Индостанский генцентр. По Купцову (1975): Индийский тропический очаг.

Этот центр — родина *Oryza sativa* L., *Citrus medica* L., *Saccharum spontaneum* L., *Gossypium arboreum* L., *Cucumis sativus* L., *Solanum melongena* L., *Mangifera indica* L. и др. (Жуковский, 1971; Купцов, 1975). Вавилов (1967) насчитал здесь 117 видов, Жуковский (1971) — 32 вида.

---

[1] Ныне О. Н. Коровина.

IV. Индокитайский центр

Вавилов (1935) сначала объединил территории Индокитая с Индо-Малайским очагом, затем отнес его к Южно-Азиатскому тропическому центру, рассматривая в качестве самостоятельного Индокитайского очага (Вавилов, 1940), который впоследствии включил в Тропический центр (Вавилов, 1962). Синская (1969) включала Индокитай в одну из подобластей Южно-Азиатской области. Жуковский (1971) объединял его с Индонезийско-Индостанским генцентром. Мы восстанавливаем Индокитайский центр, следуя Вавилову (1940).

К этому центру относятся юго-восточная часть Бангладеш с примыкающими к нему тропическими районами Индии, южная половина Бирмы, Таиланд (без самой южной части), Индокитай (исключая некоторые северные и северо-западные части), Андаманские острова, тропические районы Юго-Западного и Южного Китая, о. Хайнань.

В этом центре возникли современные сладкие бананы, короткодневные формы хлопчатника азиатского, цитрусы и другие культуры.

V. Австралийский центр

Данный центр, назвав его генцентром, впервые выделил Жуковский (1971), его самостоятельность подтвердил Barrau (1975). По данным Жуковского (1971), здесь произрастают виды родов *Eucalyptus* (L.) L'Hér., образующие леса, *Nicotiana* L., а также виды родов *Eremocitrus* Swingle и *Microcitrus* Swingle из подсем. *Aurantioideae* Engl. сем. *Rutaceae* Juss., из орехоплодных — *Macadamia* F. Muell. и др.

VI. Среднеазиатский центр

По Вавилову: Юго-Западная Азия (только самая северо-западная часть Индии и Горная Бухара, 1926), Среднеазиатский очаг (1935), Юго-Западно-Азиатский центр (только часть Переднеазиатского очага, включая Среднюю Азию, Северный Афганистан и Северо-Западную Индию, а также провинцию Белуджистан, 1940), Юго-Западно-Азиатский центр (включая часть Переднеазиатского центра и Северо-Западно-Индийский очаг, 1962). По Синской (1969): Средне-Юго-Западная Азия как подобласть Древнесредиземноморской области. По Жуковскому (1971): Среднеазиатский генцентр. По Купцову (1975): Среднеазиатский очаг.

Этот центр охватывает часть территории нашей страны (УзССР, ТаджССР, КиргССР, южную часть КазССР, ТССР, за исключением гор Копетдага), а также Афганистан (до широты г. Кандагара), крайний запад Китая, северо-запад Индии и западные части Пакистана.

Среднеазиатский центр — область древнего земледелия. Вавилов (1967) в характеристике этого центра приводил 42 вида культурных растений и их дикорастущих сородичей, Жуковский (1971) — 65 видов. Мы обнаружили 164 вида дикорастущих сородичей культурных растений — видов ранее введенных в культуру и 27 видов, использованных в скрещиваниях с сортами культурных растений, 58 видов определены как перспективные для селекции (Коровина, 1980, 1982). Человек использует виды таких эндемичных родов, как *Allochrusa* Bunge, *Malacocarpus* Fisch. et Mey., *Korolkowia* Regel и многих других. К автохтонным культурным растениям относятся виды родов *Lens* L., *Cannabis* L., *Cicer* L., *Cerasus* Mill., *Prunus* L., *Pyrus* L., *Malus* Mill., а также *Vitis vinifera* L. (Купцов, 1975).

Анализ состава дикорастущих сородичей культурных растений центра позволяет сделать вывод, что их потенциал довольно велик и разнообразен (Коровина, 1980, 1982; Брежнев, Коровина, 1981).

VII. Переднеазиатский центр

По Вавилову: Юго-Западная Азия (только Персия, Малая Азия, Закавказье, 1926), Переднеазиатский очаг (1935), Юго-Западно-Азиатский центр (только Переднеазиатский и Кавказский очаги, 1940, 1962). По Синской (1969):

Средиземноморская область (только подобласть Передняя Азия). По Жуковскому (1971): Переднеазиатский генцентр. По Купцову (1975): Переднеазиатский очаг.

Данный очаг охватывает территории Копетдага, Закавказья, Ирана, Малой Азии и Аравийского п-ова.

Вавилов (1962) назвал для этого центра 83 вида культурных растений и около 50 видов дикорастущих их сородичей. По подсчету Синской (1969), здесь возделываются более 70 видов. Жуковский (1971) привел 95 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей. Изучение флоры Переднеазиатского центра только в пределах СССР (Закавказье и Копетдаг) позволило обнаружить свыше 300 видов сородичей культурных растений (Никитин, Бондаренко, 1975).

Переднеазиатский центр — родина многих видов. К ним относятся виды родов *Secale* L., *Aegilops* L., *Triticum* L., *Onobrychis* Mill., *Medicago* L., *Trifolium* L., *Vicia* L., *Linum* L. и др. Здесь началась культура ячменя и ржи. Этот центр является и вторичным очагом культуры сои, фасоли, кукурузы, люпина белого и др. (Жуковский, 1971).

VIII. Средиземноморский центр

По Вавилову: Средиземноморский очаг (1926), Средиземноморский центр (1940, 1962). По Синской (1969): Древнесредиземноморская область (только то, что касается подобласти собственно Средиземноморья). По Жуковскому (1971): Средиземноморский генцентр. По Купцову (1975): Средиземноморский очаг.

Средиземноморский центр — один из древнейших районов растениеводства (Жуковский, 1971). Человек использует и в настоящее время происходящие отсюда виды следующих эндемичных родов: *Argania* Roem. et Schult. (масличные и кормовые растения), *Ceratonia* L. (пищевые), *Logaeum* L. (зерновые), *Blighia* Koenig (плодовые), *Majorana* Moench (эфиромасличные), *Fedia* Gaertn. (пищевые), *Marrubium* L. (дубильные, лекарственные и пряные), *Rosmarinus* L. (пряные, эфиромасличные), *Chamaerops* L. (волокнистые) и др.

Вавилов (1940) привел в перечне культурных растений этого центра 84 вида. В частности, он считал Средиземноморский центр родиной маслины и рожкового дерева. Жуковский (1971) насчитал здесь 65 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей.

К автохтонным растениям принадлежат крупносеменные овсы (*Avena byzantina* C. Koch), виды родов *Linum* L., *Papaver* L., *Allium* L., *Olea* L., а также *Brassica oleracea* L., *Daucus carota* L., *Beta vulgaris* L. (Купцов, 1975).

IX. Африканский центр

По Вавилову: Абиссинский очаг (1926), Абиссинский центр (только Йемен и Горная Эфиопия, 1940, 1962). По Синской (1969): Африканская область. По Жуковскому (1971): Африканский генцентр. По Купцову (1975): Западно-Суданский и Эфиопский очаги.

Данный очаг довольно обширен — он включает почти всю Африку, кроме северной ее части, относящейся к Средиземноморскому центру. Однако так как африканский континент весьма неоднороден по физико-географическим условиям, на нем несколько обособляются территории, расположенные севернее 20° с. ш., и территории по обе стороны от экватора. От указанных территорий сильно отличаются составом дикорастущих сородичей западная часть Экваториальной Африки, юго-западная и северная части материка. Флора Экваториальной Африки дала растениеводству масличную пальму и другие ценные культуры. В юго-западной части Африки произрастают древовидные представители тыквенных (*Cucurbitaceae* Juss.).

Вавилов (1967) в выделенном им в Африке Абиссинском центре отметил 38 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей, а Жуковский (1971) — 32 вида. Африканский центр оказал большое влияние на растениеводство земного шара, отсюда человечество взяло виды родов *Coffea* L., *Gossypium* L., *Sorghum* (L.) Moench, *Pennisetum* Rich., а также *Ricinus communis* L., *Citrullus lanatus* L. и др. (Вавилов, 1967; Синская, 1969; Жуковский, 1971). Однако рассматривать его как единый центр, видимо, не вполне правильно. И, вероятно, была права Синская, предлагая выделить Южно-Африканскую подобласть с Капской провинцией в самостоятельную область.

X. Европейско-Сибирский центр

Впервые его как генцентр предложил рассматривать Жуковский (1969, 1971). Синская не обособляла эту территорию, считая, что аборигенные растения равнины немного дали для растениеводства и основной набор культур, характерных для этих территорий, сложился под влиянием флор Передней Азии и Средиземноморья (1969). Однако именно в этом центре исторически возникали первичные типы и популяции многих культурных растений от дикорастущих видов родов *Trifolium* L., *Medicago* L., *Ribes* L., *Fragaria* L., *Malus* Mill., *Pyrus* L., *Grossularia* Mill. и др. (Жуковский, 1971). Жуковский насчитал в этом центре 35 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей.

При изучении этого центра были зарегистрированы только в пределах СССР — 112 видов дикорастущих сородичей культурных растений в европейской части, 151 — в Западной Сибири и 99 — в Восточной Сибири (Никитин, Бондаренко, 1975). Позднее мы зафиксировали в Европейско-Сибирском центре 199 видов дикорастущих сородичей культурных растений, из которых 173 введены в культуру в разное время у нас в стране и за рубежом, 26 успешно использованы в селекции. В основном это многолетние кормовые, ягодные, технические, овощные и другие растения.

XI. Центрально-Американский центр

По Вавилову: Новый Свет (только Мексика, 1926), Южно-Мексиканский и Центрально-Американский центры (только Антильские острова, 1935), Центрально-Американский центр с тремя очагами — Горным Южно-Мексиканским и Вест-Индским островным (1940, 1962). По Синской (1969): Новосветская область (только Центрально-Американская подобласть). По Жуковскому (1971): Центрально-Американский генцентр. По Купцову (1975): Мексиканский очаг.

Границы этого центра необходимо несколько расширить, а именно, кроме южной половины Мексики, Гватемалы, Коста-Рики, Гондураса и Панамы, в него следует включить и побережья Эквадора, Колумбии, Западной Венесуэлы, а также Большие и Малые Антильские острова.

Центрально-Американский центр происхождения культурных растений сформировался на землях и при участии народов древнего ацтекского государства, занимавшего территорию современной Мексики. Здесь человек освоил возделывание кукурузы, некоторых форм фасоли обыкновенной, красного перца, новосветского хлопчатника — упланда (*Gossypium hirsutum* L.), видов родов *Phaseolus* L., *Cucurbita* L., *Solanum* L., *Nicotiana* L. и других растений. Вавилов (1940) отметил в этом центре 49 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей; Жуковский (1971) увеличил это число до 77 за счет видов рода *Solanum*, пекана (*Carya pecan* (Marsh.) Engl. et Graebn.), мексиканско-гватемальского ореха (*Juglans mollis* Engelm.), близкого к грецкому ореху, пяти видов хлопчатника и других растений.

XII. Южно-Американский центр

По Вавилову: Новый Свет (только Перу, 1926); Южно-Американский (Перувиано-Эквадоро-Боливийский) центр с очагами собственно Андийским, Чилоанским и Бразильско-Боливийским (1935); Андийский центр (Южно-Американский) также с тремя очагами (1940, 1962). По Синской (1969): Новосветская область (только Южно-Американская подобласть). По Жуковскому (1971): Южно-Американский генцентр. По Купцову (1975): Перуанский очаг.

Южно-Американский центр включает прибрежные и субтропические области Перу, Эквадора, Боливии, Бразилии, Чили, Парагвая и других стран этого континента. Вавилов (1940) назвал здесь 59 основных эндемичных культивируемых видов и их дикорастущих сородичей, причем только видов картофеля среди них 16. Жуковский (1971) привел 69 основных видов.

Этот центр — родина культурного картофеля и других клубненосных растений, таких как ока (*Oxalis tuberosa* Molina), уллюко клубневой (*Ullucus tuberosus* Losano), шоколадное дерево (*Theobroma cacao* L.). Здесь созданы крахмалистая кукуруза куско, лимская фасоль, возникли первичные центры томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.), арахиса (*Arachis hypogaea* L.), длинноволокнистого хлопчатника (*Gossypium peruvianum* Cav.), хинного дерева (*Cinchona calisana* Willd.) и других растений (Жуковский, 1971).

XIII. Северо-Американский центр

Жуковский впервые выделил этот центр, назвав его генцентром (1971), и привел для него 29 видов культурных растений и их дикорастущих сородичей. Расположен центр в основном на территории США. Человек здесь использовал эндемичные роды и виды: *Asimina* Adans. и *Olneya* A. Gray (пищевые растения), *Syda napaea* Cav. (волокнистое растение), *Eridictyon* Benth. (лекарственные) и другие растения.

Этот центр дал человечеству виноград круглолистный *Vitis rotundifolia* Michx. — самый устойчивый ко всем болезням, сливу черную *Prunus nigra* Ait., индейский дикий рис *Zizania aquatica* L., орех калифорнийский *Juglans hindsii* Jeps. и другие растения. Здесь находится один из первых центров возникновения люпина *Lupinus* L. и многих других культур.

В 1975 г. Всемирная продовольственная и сельскохозяйственная организация (FAO) при ООН призвала сохранить генетическое разнообразие культурных растений и их дикорастущих сородичей в каждой из стран, территории которых совпадают с вавиловскими центрами происхождения культурных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Брежнев Д. Д., Коровина О. Н. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л.: Колос, 1981. 375 с. — *Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1926, т. 16, вып. 2. 248 с. — *Вавилов Н. И.* Ботанико-географические основы селекции (Учение об исходном материале в селекции). — В кн.: Теоретические основы селекции. Т. 1. М.; Л.: Сельхозиздат., 1935, с. 17—74. — *Вавилов Н. И.* Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. — Сов. наука, 1940, № 2, с. 55—75. — *Вавилов Н. И.* Пять континентов. М.: Гос. изд-во геогр. лит., 1962. 225 с. — *Вавилов Н. И.* Избранные произведения. В 2-х т. Т. 1. Л.: Наука, 1967. 424 с. — *Жуковский П. М.* Мировой генофонд растений для селекции. — В кн.: Вавилов и сельскохозяйственная наука. М.: Колос, 1969, с. 120—202. — *Жуковский П. М.* Мировой генофонд для селекции. Мегацентры и эндемичные микрогенцентры. Л.: Наука, 1970. 88 с. — *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. 751 с. — *Коровина О. Н.* Дикие сородичи культурных растений и районирование Среднеазиатского генцентра. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1980, т. 68, вып. 3, с. 3—14. — *Коровина О. Н.* Дикие сородичи культурных растений Среднеазиатского генцентра. Л.: ВИР, 1982. 97 с. — *Купцов А. И.* Введение в географию растений. М.: Наука, 1975. 295 с. — *Никитин В. В., Бондаренко О. Н.* Дикие сородичи культурных растений и их распространение на территории СССР. Л.: ВИР, 1975. 69 с. — *Синская Е. Н.* Историческая география культурной флоры (на заре земледелия). Л.: Наука, 1969. 480 с. — *Barrau J. N.* Vavilov and the origin of cultivated plants in Malaisia and Oceania. — Тез. докл., представленных к XII Междунар. бот. конгр. 3—10 июля 1975 г. Т. 2. Л.: Наука, 1975, с. 504. — *Harlan J. B.* Agricultural origins: centres and noncentera. — Science, 1971, vol. 174, N 4008, p. 468—474. — *Harris D. R.* New light on plant domestication and the origins of agriculture. — Geogr. Rev., 1967, vol. 57, p. 90—107. — *Kurth H.* Vom Wildewähs zur Kulturpflanzensort. Wittenberg; Lutherstadt: Ziemsen, 1957. 142 S. — *Mathon Cl. Ch.* Phytogeographie appliquée l' origine des plantes. Masson, 1981. 182 p. — *Schwanits F.* Vyvoj kulturich rostlin. Praha: Statni Zemed, nakladatelstvi, 1969. 544 s.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 25 X 1984.

SUMMARY

A brief survey of the cultivated plant origin centres established by N. I. Vavilov (1926, 1935, 1939, 1962) and of the further development of this conception by E. N. Sinskaya (1969), P. M. Zhukovsky (1971) and A. I. Kuptsov is given. The idea of micro gene centres suggested by P. M. Zhukovsky is analysed. The study of the flora of the Central Asian centre enabled the author to single out micro places of the wild relatives of cultivated plant origin and concentration.

УДК 581.45

Н. П. Тодария

ДЫХАНИЕ ГОРНЫХ РАСТЕНИЙ

N. P. TODARIYA. RESPIRATION OF MOUNTAIN PLANTS

В обзоре рассматриваются работы, посвященные исследованию дыхания горных растений. Анализ представленных в них данных позволяет сделать вывод о том, что в основном интенсивность дыхания растений усиливается с увеличением высоты местообитания. Повышенная интенсивность дыхания обнаружена у всех жизненных форм растений, обитающих в горах, — трав, кустарников и деревьев. Она обеспечивает энергией быстрый рост горных растений, однако при этом используется значительная часть фиксированного в процессе фотосинтеза углерода, что снижает продуктивность обитателей высокогорий.

Вопрос о механизме повышенной интенсивности дыхания растений в горах до сих пор остается не выясненным. Неясно также, обусловлена ли она генотипически или является физиологической модификацией, вызванной окружающими условиями.

Цель данного обзора — представить состояние вопроса о зависимости дыхания растений от высоты местообитания. При этом кратко излагаются основные факты и теории, касающиеся адаптации дыхания к низким температурам в горах, и обсуждается обоснованность концепций, объясняющих прямую корреляцию между высотой местообитания растения и интенсивностью его дыхания.

Известно, что все жизненные процессы прямо или косвенно зависят от температуры. Это приводит к появлению различных стратегий приспособления, которые дают возможность растениям произрастать в условиях дефицита тепла (Bliss, 1971). Возможность выживать в тех или иных условиях среды определяется способностью организма приводить в соответствие с ними характер своих физиологических процессов. Степень выраженности этой способности лежит в основе экофизиологической характеристики растения.

Для понимания продукционного процесса и путей адаптации растений к суровым условиям высокогорий (прежде всего к короткому вегетационному периоду и низкой температуре) существенно знать особенности их фотосинтеза и дыхания. Экологические аспекты фотосинтеза ранее изучали более интенсивно, чем дыхания (Todaria, 1980), хотя работы по дыханию методически легче осуществить и проще интерпретировать.

По-видимому, первым исследовал дыхание горных растений G. Bonnier (1895), который нашел, что интенсивность дыхания исследованных им высокогорных растений невысока. Однако затем многие авторы пришли к иному выводу (Henrici, 1919; Гребинский, 1944; Заленский, 1944; Семихатова, 1952, 1953, 1956, 1959; Арциховская, Рубин, 1954; Семихатова, Горбачева, 1962, и др.). A. Pisek и E. Winkler (1958) провели обстоятельное исследование влияния высоты произрастания на дыхание растений. Подробные обзоры этой проблемы были сделаны в 60—70-х годах (Pisek, 1960; Billings, Mooney, 1968; Bliss, 1971).

В ранних работах об интенсивности дыхания судили по количеству выделенного CO_2, поглощенного раствором щелочи, который затем титровали. Этот способ не обеспечивал точной информации. В полевых условиях использовали также манометрический метод. Большое значение для исследований горных растений имело появление газоанализаторов и фитотронов. Они были использованы для ответа на вопрос, обусловлена ли высокая интенсивность дыхания этих растений генотипически или индуцирована окружающими условиями?

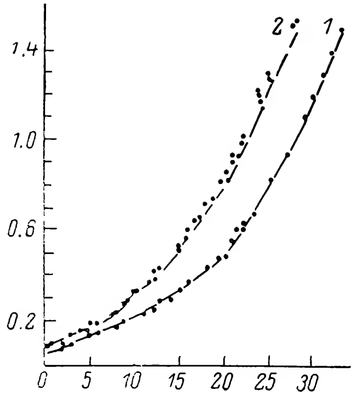


Рис. 1. Дыхание световых побегов взрослых деревьев *Picea abies*, произрастающих на высоте 600 м над ур. м. (*1*) и на верхней границе распространения леса (1840 м над ур. м.) (*2*).

По оси абсцисс — температура измерения (°C), *по оси ординат* — интенсивность дыхания (мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сухой массы·$ч^{-1}$). По: Pisek, Winkler, 1958.

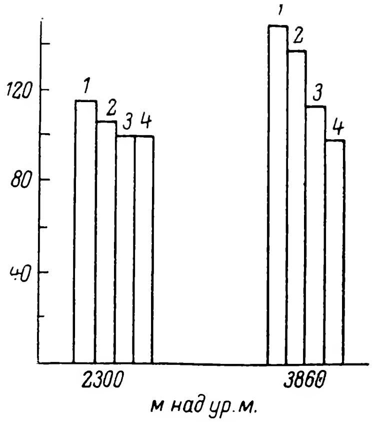


Рис. 2. Интенсивность дыхания растений Памира, растущих на разной высоте.

По оси ординат — интенсивность дыхания (мкл $O_2 \cdot г^{-1}$ сырой массы·$ч^{-1}$). *1* — *Potentilla multifida*, *2* — *Lindelofia pterocarpa*, *3* — *Artemisia pamirica*, *4* — *Eurotia ceratoides*. По: Семихатова, 1962.

Интенсивность дыхания. В первых работах (Henrici, 1919; Гребинский, 1944; Заленский, 1944) исследовали ограниченное количество видов и у всех установили высокую интенсивность дыхания. Было сделано заключение, что это характерно для растений, произрастающих в высокогорьях.

H. Mooney с сотрудниками (1964) также отметили у высокогорных растений в Калифорнии высокую интенсивность дыхания. Однако после пересадки растений на меньшую высоту оказалось, что у одних видов интенсивность дыхания сохранилась на том же уровне, что была в горах, у других — снизилась, а у третьих — даже повысилась. B. Chabot и W. Billings (1972) не обнаружили корреляции между интенсивностью дыхания и высотой произрастания. Они сравнивали разные виды, обитающие на разных высотах. Billings с сотрудниками (1966), работая в Скалистых горах с альпийскими растениями на высоте 3307 м над ур. м., обнаружили в естественных условиях у одних видов очень высокую интенсивность дыхания, у других — низкую (табл. 1). Ряд видов с небольшой интенсивностью дыхания ранее был выявлен среди растений Памира (Семихатова, 1953).

ТАБЛИЦА 1

Наибольшие величины интенсивности дыхания у альпийских растений в естественных условиях в горах Medicine Bow (Wyoming) на высоте 3307 м над ур. м. (по: Billings et al., 1966)

Вид	Температура измерения (°C)	Интенсивность дыхания (мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сырой массы · $ч^{-1}$)
Calamagrostis purpurascens	21	3.85
Pedicularis parryi	15	3.36
Poa alpina	20	4.17
Polygonum bistortoides	11	15.77
Silene acaulis	21	3.99
Trifolium parryi	18	3.76
Trisetum spicatum	19	7.50
Oxyria digyna	14	0.18
Sibbaldia procumbens	18	0.88

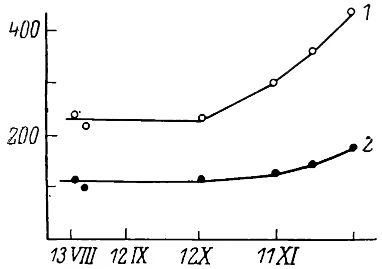


Рис. 3. Интенсивность дыхания альпийских (*1*) и прибрежных (*2*) популяций *Solidago virgaurea*.

По оси абсцисс — дата измерения, *по оси ординат* — интенсивность дыхания (мкл $O_2 \cdot мг^{-1}$ сухой массы·$ч^{-1}$). По: Björkman, Holmgren, 1961.

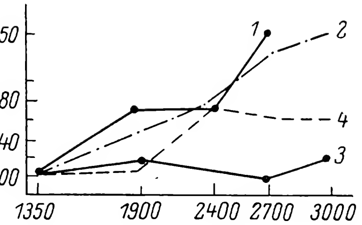


Рис. 4. Интенсивность дыхания некоторых видов растений, произрастающих на разных высотах, выраженная в процентах от величины, наблюдаемой на высоте 1350 м над ур. м.

По оси абсцисс — высота над уровнем моря (м), *по оси ординат* — интенсивность дыхания (%). *1* — *Primula macrocalyx*, *2* — *P. ruprechtii*, *3* — *Onobrychis biebersteinii*, *4* — *Scabiosa caucasica*. По: Семихатова, Горбачева, 1962.

В тех случаях, когда интенсивность дыхания сопоставляли не у разных видов, произрастающих на различных высотах, а у растений одного и того же вида по высотному профилю, проявлялась закономерность: чем выше в горах обитает растение, тем интенсивнее у него дыхание (Björkman, Holmgren, 1958, 1961; Clebsch, 1960; Mooney, Billings, 1961; Mooney, 1963; Mooney et al., 1964; Björkman, 1966; Billings, Mooney, 1968; Bliss, 1971; Tieszen, Wieland, 1975).

Эта закономерность была обнаружена у растений разных жизненных форм, в том числе у деревьев. Например, у *Picea abies*, произрастающего в Австрийских Альпах на высоте 1840 м над ур. м., интенсивность дыхания (Pisek, Winkler, 1958) при всех температурах измерений была выше, чем у деревьев этого вида на высоте 600 м над ур. м. (рис. 1).

Широколиственные деревья в горах Японии дышат более интенсивно, чем деревья тех же видов в низинах (Maruyama et al., 1972). У растущего в Белых горах клена сахарного наибольшую интенсивность дыхания при всех температурах обнаруживала популяция с высоты 1460 м над ур. м. (Ledig, Korbobo, 1983). В естественных условиях на Памире интенсивность дыхания у растений одних и тех же видов была выше на большей высоте (рис. 2).

При сопоставлении растений *Mimulus cardinalis*, взятых с разных высот, но выращиваемых в одинаковых условиях, более высокую интенсивность дыхания наблюдали у расы с высоты 1220 м над ур. м. по сравнению с расой, обитающей на высоте 157 м над ур. м. (Milner et al., 1959). Эти различия сохранялись, если изменяли температуру выращивания. При исследовании в лабораторных условиях популяций *Polygonum bistortoides* с разных высот (от 3294 м над ур. м. в Скалистых горах до прибрежных местообитаний — 152.5 м над ур. м.) оказалось, что у альпийских и субальпийских растений по сравнению с низинными более высокую скорость дыхания имели листья и корневища (Mooney, 1963). Дыхание листьев *Solidago virgaurea* с высоты 1350 м над ур. м. в Норвегии было в 2 раза выше, чем у растений при расчете как на сухую массу, так и на площадь листа (Björkman, Holmgren, 1961) (рис. 3).

Однако наряду с этим в лабораторных условиях не были обнаружены различия в интенсивности дыхания у обитающих на разных высотах в Польше популяций *Pinus sylvestris* (Zelawski, Kinelska, 1967).

Все эти данные ясно свидетельствуют о том, что в большинстве случаев у популяций одного и того же вида, произрастающих на разных высотах, большей интенсивностью дыхания обладают высокогорные. Зависимость величины дыхания от высоты местообитания не всегда проявляется при сравнении растений разных видов. При выращивании растений с разных высот в одинаковых условиях различия в интенсивности дыхания сохраняются не у всех видов.

Основные причины разногласий по вопросу об интенсивности дыхания высокогорных растений. Можно указать на несколько причин имеющихся в литературе разногласий по вопросу о скорости дыхания у растений, произрастающих на разных высотах.

Первая причина может быть связана со случайностью и недостаточной величиной выборок исследуемых растений. Как уже говорилось выше, многие виды вообще обладают низкой скоростью дыхания (Семихатова, 1962; Billings et al., 1966) (табл. 1). Случайные выборки видов на исследуемых высотах и сопоставление полученных величин дыхания с литературными данными для таких же случайных и обычно немногочисленных выборок видов с других высот, естественно, дают неоднородные результаты.

Вторая причина связана с тем, что в исследованиях разных авторов используются растения различных ареалов. Так, например, не были обнаружены различия в скорости дыхания у растений *Taraxacum officinale*, произрастающих в Колорадо на высотах 1633 и 3475 м над ур. м. (Kemp et al., 1977). Делается вывод, что проявление генетически обусловленной вариабельности физиологических процессов у популяций зависит от непрерывности распределения вида в широком диапазоне высотных уровней. Популяции видов, не являющихся постоянным компонентом сообществ, имеют меньше возможностей для развития генотипической вариабельности. К этому следует добавить, что чувствительность разных видов к высотному фактору, по-видимому, различна. Так, О. А. Семихатова и Г. И. Горбачева (1962) обнаружили, что усиление интенсивности дыхания при увеличении высоты местообитания у разных растений происходит на разных отрезках высотного профиля (рис. 4).

Третьей причиной разногласий может быть временной фактор. Известно, что у альпийских растений самая высокая скорость дыхания наблюдается в начале вегетационного периода (Hadley, Bliss, 1964). Ранней весной при повышении температуры начинается бурный рост растений, который необходимо обеспечить энергией за счет высокой скорости дыхания (табл. 2). Затем интенсивность дыхания постепенно снижается ко времени полного разворачивания листьев и прекращения верхушечного роста. Поскольку эти вегетационные изменения дыхания протекают быстрее на бóльших высотах, то при одновременном отборе проб может произойти несовпадение фаз роста и развития у сравниваемых объектов.

Четвертую причину отсутствия прямой зависимости интенсивности дыхания от высоты местообитания назвали Chabot и Billings (1972). По их мнению, это — влияние микроусловий, которые особенно резко различаются в горах. В своих исследованиях эти авторы наблюдали влияние микроусловий обитания на величину дыхания у *Calyptridium umbellatum*, проявившееся в том, что дыхание растений этого вида с высоты 1525 м над ур. м. было сильнее, чем у растений с высоты 1830 и 1770 м над ур. м.

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность дыхания и величины Q_{10} и Q_5 альпийских видов растений с горы Вашингтон (по: Hadley E. B., Bliss L. C., 1964)

Вид	Интенсивность дыхания (мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сухой массы $\cdot ч^{-1}$)			Q_5 и Q_{10}		
	°C					
	10 ± 1	15 ± 1	20 ± 1	15—10	20—10	20—15
Carex bigelowii	$\frac{2.8}{0.9}$	$\frac{4.1}{1.5}$	$\frac{4.8}{2.1}$	$\frac{2.1}{2.8}$	$\frac{2.0}{2.3}$	$\frac{1.4}{2.0}$
Geum peckii	$\frac{3.8}{1.6}$	$\frac{5.0}{2.1}$	$\frac{5.9}{2.7}$	$\frac{1.7}{1.7}$	$\frac{1.5}{1.7}$	$\frac{1.4}{1.6}$
Juncus trifidus	$\frac{2.3}{0.7}$	$\frac{3.0}{1.3}$	$\frac{3.8}{1.9}$	$\frac{1.7}{3.4}$	$\frac{1.6}{2.7}$	$\frac{1.6}{2.1}$
Potentilla tridentata	$\frac{3.2}{1.3}$	$\frac{4.5}{1.9}$	$\frac{5.3}{2.5}$	$\frac{2.0}{2.1}$	$\frac{1.6}{1.9}$	$\frac{1.4}{1.7}$

Примечание. Над чертой дроби — для весны, под чертой — для осени.

Причины высокой интенсивности дыхания высокогорных растений. Повышенная интенсивность дыхания высокогорных растений может быть вызвана рядом причин. Прежде всего на дыхании сказывается высокая потребность в энергии организмов, адаптированных к недостатку тепла. Интенсивное дыхание позволяет растениям высокогорий компенсировать влияние низкой температуры и осуществлять ускоренный рост при неблагоприятных условиях (Björkman, 1961; Björkman, 1966; Chabot, Billings, 1972; Tranquillini, 1979).

По данным M. Lechovicz с соавторами (1980), высокая скорость общего дыхания у северных и высокогорных растений может быть обусловлена увеличением расходов на процессы поддержания (т. е. усилением дыхания на поддержание).

Семихатова (1962) считает, что усиление дыхания имеет большое значение для репараторных процессов у высокогорных растений, для восстановления нормального уровня метаболизма после повреждающего действия характерных для высокогорий утренних заморозков и внезапных похолоданий. После действия низких температур нормальная динамика поглощения O_2 восстанавливается не сразу, однако затем дыхание усиливается и превышает исходный уровень. Связь между высокой интенсивностью дыхания и репараторными процессами у растений Памира автор подтверждает следующими наблюдениями: 1) в холодные годы скорость дыхания растений выше, чем в менее суровые; 2) интенсивность дыхания возрастает с понижением температуры среды и увеличением высоты местообитаний растений; 3) скорость дыхания памирских растений увеличивается осенью, когда начинаются ночные заморозки; 4) весной в период регулярных ночных заморозков отмечается более высокая скорость дыхания.

O. Björkman (1966) высказал мнение, что высокая интенсивность дыхания альпийских растений обусловлена повышенной активностью дыхательных ферментов. По данным G. Klikoff (1968), изолированные митохондрии альпийских растений обладают большей окислительной активностью, чем митохондрии растений на меньших высотах. Более детальное исследование механизма усиления дыхания высокогорных растений — задача будущего.

Из приведенных работ видно, что большинство исследователей среди факторов, определяющих физиологические особенности горных растений, отводят основную роль температуре среды. До сих пор, однако, не было исследовано влияние концентрации O_2 на скорость метаболических процессов у высокогорных растений. Существенное снижение концентрации O_2 с увеличением высоты может оказывать тормозящее действие на скорость фотодыхания. Можно предположить, что низкое фотодыхание у высокогорных растений компенсируется повышенной интенсивностью темнового дыхания. Нами обнаружена слабая активность некоторых ферментов фотодыхания у высокогорного вида *Artemisia vestita* (Todaria, 1980).

Очевидно, что интенсивность дыхания высокогорных растений контролируется генетически и реагирует на изменения условий среды. Непосредственное влияние окружающих условий проявилось в опытах, в которых у части исследованных высокогорных растений, выращиваемых в иных условиях, не сохранилась повышенная скорость дыхания (Mooney et al., 1964). Данные Семихатовой (Семихатова, 1962; Семихатова, Горбачева, 1962) также показали, что высокая интенсивность дыхания у горных растений индуцируется окружающими условиями. Очевидно, что эти растения обладают большой фенотипической пластичностью и возможностью акклимации дыхания к низкой температуре. Однако модификационные изменения, приводящие физиологические функции растения в соответствие с условиями внешней среды, характерны не для всех высокогорных растений (Семихатова, 1956).

Имеются веские доказательства в пользу того, что высокая интенсивность дыхания высокогорных растений — генетически закрепленный признак. Исследования показали (Björkman, Holmgren, 1961; Chabot, Billings, 1972, и др.), что у многих популяций высокогорных растений более высокая скорость дыхания по сравнению с равнинными популяциями сохраняется при культивировании в равнинных условиях. По-видимому, у большинства видов определяю-

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность темнового дыхания и Q_{10} растений, акклимированных в течение 3—5 мес в камерах с искусственным климатом пустыни или альпийского пояса (по: Chabot B. F., Billings W. D., 1972)

Вид	Высота над ур. м. (м)	Температура выращивания (день/ночь), °С	Интенсивность дыхания (мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сухой массы · $ч^{-1}$)		Q_{10}		
			°С				
			8	38	18—8	28—18	38—28
Cryptantha circumscissa	1400	38/14	1.04	4.60	2.8	1.4	1.2
		18/4	2.04	9.22	2.2	1.6	1.5
Cryptantha circumscissa	2320	38/14	0.24	3.08	4.2	1.7	1.8
		18/4	1.01	6.55	2.1	1.8	1.7
Cryptantha circumscissa	3080	38/14	0.69	3.50	2.3	1.4	1.5
		18/4	1.78	7.00	1.9	1.5	1.4
Calyptridium umbellatum	1830	38/14	0.57	2.47	1.5	1.9	1.5
		18/4	0.42	5.04	4.3	1.7	1.7
Calyptridium umbellatum	2470	38/14	0.72	2.87	1.7	1.5	1.5
		18/4	1.15	6.56	1.8	1.7	1.8
Calyptridium umbellatum	3290	38/14	1.02	4.32	1.8	1.7	1.3
		18/4	1.45	7.09	2.1	1.6	1.5
Erysimum perenne	2130	38/14	0.52	4.20	2.8	1.8	1.6
		18/4	1.09	4.88	2.0	1.6	1.4
Erysimum perenne	3260	38/14	0.53	4.50	2.8	1.9	1.5
		18/4	1.10	5.50	2.1	1.7	1.3

щую роль в адаптации к условиям гор играют возникающие в эволюционном процессе генотипические изменения, но есть виды, у которых данный признак еще не закреплен. Вероятно, существует и третья категория растений, дыхание которых не зависит от высоты местообитания.

Зависимость дыхания от температуры. Поскольку большинство исследователей связывают увеличение дыхания растений в горах с температурными условиями, следует рассмотреть данные по влиянию этого фактора на дыхание горных растений.

Самый обычный способ выразить температурную зависимость дыхания — рассчитать Q_{10}. Из данных, приведенных в табл. 2 и 3, видно, что значения Q_{10} дыхания снижаются с повышением температуры измерения. В этом отношении горные растения не отличаются от равнинных. Однако некоторые авторы связывали те или иные изменения величины Q_{10} в определенном интервале температуры с адаптацией растений к условиям высокогорий (Арциховская, Рубин, 1954). По мнению Семихатовой (1959), такие представления не обоснованны, так как величины Q_{10} и направление их изменений неспецифичны для высокогорных растений. Данные Chabot и Billings (1972) о температурной зависимости дыхания растений разных поясов свидетельствуют об отсутствии связи между высотой произрастания и величинами Q_{10} в интервалах 8—18, 18—28 и 28—38°.

По другим показателям, характеризующим зависимость дыхания от температуры, до сих пор почти нет сведений. Величина критической температуры (Kuijper, 1910), по данным Семихатовой (1956), у высокогорных растений ниже (35—40°), чем у растений равнин умеренной зоны (42°). К сожалению, это сравнение проведено по средним величинам для нескольких совершенно различных видов.

В детальной работе Chabot и Billings (1972) у растений Сиерры исследованы изменения интенсивности дыхания, которые происходят при выращивании взятых с гор растений в контролируемых условиях при различной температуре. Показано, что акклимация дыхания происходит в очень короткий период — за 10—14 ч, причем к высоким температурам дыхание акклимируется быстрее, чем к низким. Более того, акклимация наступает быстрее у высокогорных популяций по сравнению с популяциями, произрастающими на меньшей высоте. Способность к акклимации оказалась выше у широко распространенных видов; например, у *Crytantha circumscissa* с высот 1400—3080 и *Calyptridium umbellatum* с высот 1830—3290 м над ур. м. она выражена сильнее, чем у *Erysi-*

tum perenne (2130—3260 м над ур. м.). Последний вид произрастает только на больших высотах и в низинах не встречается. Сходные результаты опубликовали W. Stewart и P. Bannister (1974). Они обнаружили, что у широко распространенного вида *Vaccinium myrtillus* дыхание адаптировалось к изменениям температуры лучше, чем у высокогорного *V. uliginosum*.

Способность к акклимации дыхания помогает растениям высокогорий поддерживать оптимальную скорость метаболических процессов при резких изменениях температуры в течение суток и сезона вегетации.

Заключение

Анализ рассмотренных в обзоре работ дает основание прийти к следующему заключению.

Растения гор (травы, кустарники и деревья) обладают более высокой интенсивностью дыхания, чем растения, распространенные на равнинах. Повышение интенсивности дыхания в горах является реакцией главным образом на низкую температуру. У видов и популяций, произрастающих на разных высотах, температурный коэффициент, характеризующий реакцию дыхания на воздействие температуры, может не различаться. Акклимация к температуре быстрее происходит у высокогорных растений, чем у равнинных, а акклимационный потенциал больше у видов с более обширными в высотном и широтном направлениях ареалами.

До сих пор нет ответа на вопрос о механизмах, обеспечивающих высокую интенсивность дыхания высокогорных растений. У одних видов она обусловлена генетически, у других — индуцируется окружающими условиями. Необходимы дальнейшие более детальные исследования физиологии высокогорных растений. В частности, следует изучить влияние низкого парциального давления кислорода на соотношение дыхания и фотодыхания. Было бы полезно также установить, какая часть интенсивного дыхания горных растений идет на рост, а какая — на поддержание, и выяснить функциональное и адаптивное значение этих составляющих. Наконец, не менее важно провести сравнительное исследование физиологических особенностей видов с низкой и высокой интенсивностью дыхания, что также дало бы материал для понимания механизма усиления дыхания в горах.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховская Е. В., *Рубин Б. А.* Дыхание растений как приспособительная функция. — Усп. соврем. биол., 1954, т. 37, № 2, с. 136—152. — *Гребинский С. О.* Физиолого-биохимические особенности горных растений. — Усп. соврем. биол., 1944, т. 18, с. 165—193. — *Заленский О. В.* Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира. — Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1944, т. 8, с. 9—33. — *Заленский О. В.* Краткие итоги ботанических исследований Памира. — Бот. журн., 1949, т. 34, № 4, с. 442—458. — *Семихатова О. А.* Термические коэффициенты каталазы Памирских растений. — Изв. АН ТаджССР. Отд. естеств. наук., 1952, № 1, с. 9—18. — *Семихатова О. А.* О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорий Памира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 4, Эксперим. бот., 1953, вып. 9, с. 132—154. — *Семихатова О. А.* Об изменениях дыхания растений Памира от резкой смены температуры. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 4, Эксперим. бот., 1956, вып. 11, с. 62—96. — *Семихатова О. А.* О температурной зависимости дыхания высокогорных растений Восточного Памира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 4, Эксперим. бот., 1959, вып. 13, с. 91—112. — *Семихатова О. А.* О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 636—644. — *Семихатова О. А.*, *Горбачева Г. И.* О дыхании высокогорных растений Западного Кавказа. — Тр. Тебердин. гос. заповед., 1962, вып. 3, с. 155—171. — *Семихатова О. А.*, *Иванова Т. И.*, *Головко Т. К.* Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений. — Физиология растений, 1979, т. 26, № 5, с. 1093—1101.— *Billings W. D.*, *Clebsch E. E. C.*, *Mooney H. A.* Photosynthesis and respiration rates of Rocky mountain alpine plants under field conditions. — Amer. Midland Nat., 1966, vol. 75, N 1, p. 34—44. — *Billings W. D.*, *Mooney H. A.* The ecology of arctic and alpine plants. — Biol. Rev., 1968, vol. 43, p. 481—529. — *Björkman O.* Studies on photosynthesis and respiration in ecological races. — Brittonia, 1966, vol. 18, N 2, p. 214—224. — *Björkman O.*, *Holmgren P.* Preliminary observations on anthocyanins and other flavonoid compounds and respiration rates in different ecotypes of *Solidago virgaurea*. — Physiol. Plant., 1958, vol. 11, N 1, p. 154—157. — *Björkman O.*, *Holmgren P.* Studies of climatic ecotypes of higher plants. Leaf respiration in different populations of *Solidago virgaurea*. — K. Lantbr. Annlr., 1961, N 27, p. 297—304. — *Bliss L. C.* Arctic and alpine plant life cycles. — An. Rev. Plant. Physiol., 1971, vol. 22, p. 405—438. — *Bonnier G.* Recherches experimentelles sur l'adaptation des plantes an climat alpin. — An. Sci. Nat. Bot., 1895, ser. 7, vol. 20, p. 217. — *Chabot B. K., Billings W. D.* Origin and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation. — Ecol. Monogr., 1972, vol. 42, N 2, p. 163—199. — *Clebsch E. E. C.* Comparative morphological and physiological variation in arctic and alpine populations of *Trisetum spicatum.* — Biol. Rev., 1960, vol. 43, p. 481—529. — *Hadley E. B., Bliss L. C.* Energy relationship of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. — Ecol. Monogr., 1964, vol. 34, N 3, p. 331—357. — *Henrici M.* Chlorophyllgehalt und Kohlensüre-Assimilation bei Alpen und Ebenen Pflanzen. — Verhandl. Naturforsch. Ges. Bas., 1919, Bd 30, N 1, S. 43—136. — *Kemp P. R., Williams G. J., May D. S.* Temperature relations of gas exchange in altitudinal populations of *Taraxacum officinale.* — Can. J. Bot., 1977, vol. 55, N 19, p. 2496—2502. — *Klikoff G. L.* Temperature dependence of mitochondrial oxidative rates of several plant species of the Sierra Nevada. — Bot. Gaz., 1968, vol. 129, N 2, p. 227—230. — *Kuijper J.* Über der Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. — Rec. Trav. Bot. Neerl., 1910, Bd 7, S. 131—240. — *Lechowicz M. J., Hellens L. E., Simon L. P.* Latitudinal trends in the response of growth respiration and maintenance respiration to temperature in the beach pea, *Lathyrus japonicus.* — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 14, p. 1521—1524. — *Ledig F. I., Korobobo D. R.* Adaptation of sugar maple populations along altitudinal gradients: photosynthesis, respiration and specific leaf area. — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 2, p. 256—265. — *Maruyama K., Yanagisawa T., Kanai C.* Ecological studies on natural beech forest. Rates of photosynthesis of detached sunleaves in some Japanese deciduous broad-leaved tree species growing at beech zone. — Nig. Agric. Sci., 1972, vol. 24, N 1, p. 13—21. — *Milner N. W., Hiesey W. M., Nobs M. A.* Physiology of climatic races. — Carn. Inst. Washington, Year Book, 1959, vol. 58, p. 346—350. — *Mooney H. A.* Physiological ecology of coastal, subalpine and alpine populations of *Polygonum bistortoides.* — Ecology, 1963, vol. 44, N 4, p. 812—816. — *Mooney H. A., Billings W. D.* Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna.* — Ecol. Monogr., 1961, vol. 31, N 1, p. 1—29. — *Mooney H. A., West M.* Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. — Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 8, p. 825—827. — *Mooney H. A., Wright R. D., Strain B. R.* The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California. — Amer. Midland. Nat., 1964, vol. 72, N 2, p. 281—297. — *Pisek A.* Pflanzen der Arktik und des Hochgebirges. — In: Handb. Pflanzenphysiol. Berlin etc: Springer, 1960, Bd 5, N 2, S. 376—414. — *Pisek A., Winkler E.* Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* L.) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. — Planta, 1958, Bd 51, N 6, S. 518—543. — *Stewart W. S., Bannister P.* Dark respiration rates in *Vaccinium* spp. in relation to altitude. — Flora, 1974, vol. 163, N 4, p. 415—421. — *Tieszen L. L., Wieland N. K.* Physiological ecology of arctic and alpine photosynthesis. — In: Physiological adaptation to the environment / Ed. F. J. Vernberg. New York, 1975, p. 157—200. — *Todaria A. P.* Growth behaviour and functional dynamics of plant species from different altitudes in Garhwal Himalaya. — D. Phil. Thesis, Garhwal Univ. Springar (Garhwal), India, 1980. — *Tranquillini W.* Physiological ecology of alpine timberline. Berlin etc.: Springer, 1979. 137 p. — *Zelawski W., Kinelska J.* Photosynthesis and respiration of scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings of various provenances grown under different light conditions. — Acta Soc. Bot. Pol., 1967, vol. 36, N 4, p. 713—723.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 IV 1986.

SUMMARY

The review considers ecological aspects of mountain plant respiration. In the majority of plant species with different ecology and life form the respiration intensity increases along the height above sea-level. The changes of temperature dependence of respiration are analysed. The problem whether the intensification of mountain plant respiration is modificatory or genotypic is debated.

УДК 581 (4+8) : 581.44

В. В. Коровин

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ АНОМАЛЬНОМ РОСТЕ

V. V. KOROVIN. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHANGES OF WOODY PLANT STEM IN CASE OF ABNORMAL GROWTH

Рассмотрены особенности внутренней и внешней морфологии капов, сувелей карельской березы, «раковых» наростов древесины, «ведьминых метел», утолщений ветвей при галловой болезни осины, сферобластов и других аномальных образований. Установлено, что общим в строении аномальных стеблей или аномальных участков стебля было: подавление осевого роста, сопровождающееся уменьшением длины осевых анатомических элементов, расширением лучей и усилением паренхиматизации древесины; замена осевой пространственной организации структурных элементов стебля радиальной; при крайней степени денормализации роста — полная редукция главной оси и превращение стебля в пучок побегов или шаровидное тело.

Изучение ряда аномальных древесин показало, что изменения в их строении возникают вследствие нарушения дифференциации производных камбия, это в свою очередь приводит к укорачиванию осевых элементов и усилению паренхиматизации, происходящей главным образом за счет увеличения доли лучевой паренхимы. В результате осевые структурные элементы древесины в зоне аномального роста частично заменяются радиальными (Коровин, Зуихина, 1985; Коровин и др., 1985; Коровин, 1987).

В процессе исследования мы обратили внимание на то, что при развитии капов, сувелей, «раковых» наростов на стволах и ветвях возникают образования, характеризующиеся местным разрастанием древесины, приводящим к формированию шарообразных наплывов. В случае образования «ведьминых метел» возникает аномальное лучевое ветвление. Такие наблюдения привели к предположению, что нарушение дифференциации, приводящее к аномальному росту стебля, может подчиняться единой закономерности на тканевом и организменном уровнях.

Мы исходим из того, что нормальная дифференциация у древесных растений на организменном уровне обеспечивает построение сложноорганизованного стебля. Близкая к цилиндрической форма ствола и характер его сбежистости обусловливаются определенным соотношением осевой и радиальной составляющих. Характер ветвления, угол прикрепления ветвей, их относительная длина и расположение в пространстве видоспецифичны, определяют габитус растения и тоже являются результатом нормальной дифференциации. Возникновение аномальных частей растения или морфологически аномальных растений — результат нарушения корреляций и соотношения частей в процессе формирования целого организма.

Ярким примером нарушения дифференциации на организменном уровне может служить карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* Mercklin. Изучение изменчивости этого растения в природе и посадках показало, что усиление характерной узорчатости древесины, а следовательно, и степени ее паренхиматизации связано с уменьшением высоты дерева, нарушением форм ствола и кроны, свойственных березе повислой *Betula pendula* Roth. (Соколов, 1948; Любавская, 1975, 1978).

Коллекция растений, выращенных из семян карельской березы А. Я. Любавской в питомнике Московского лесотехнического института, демонстрирует

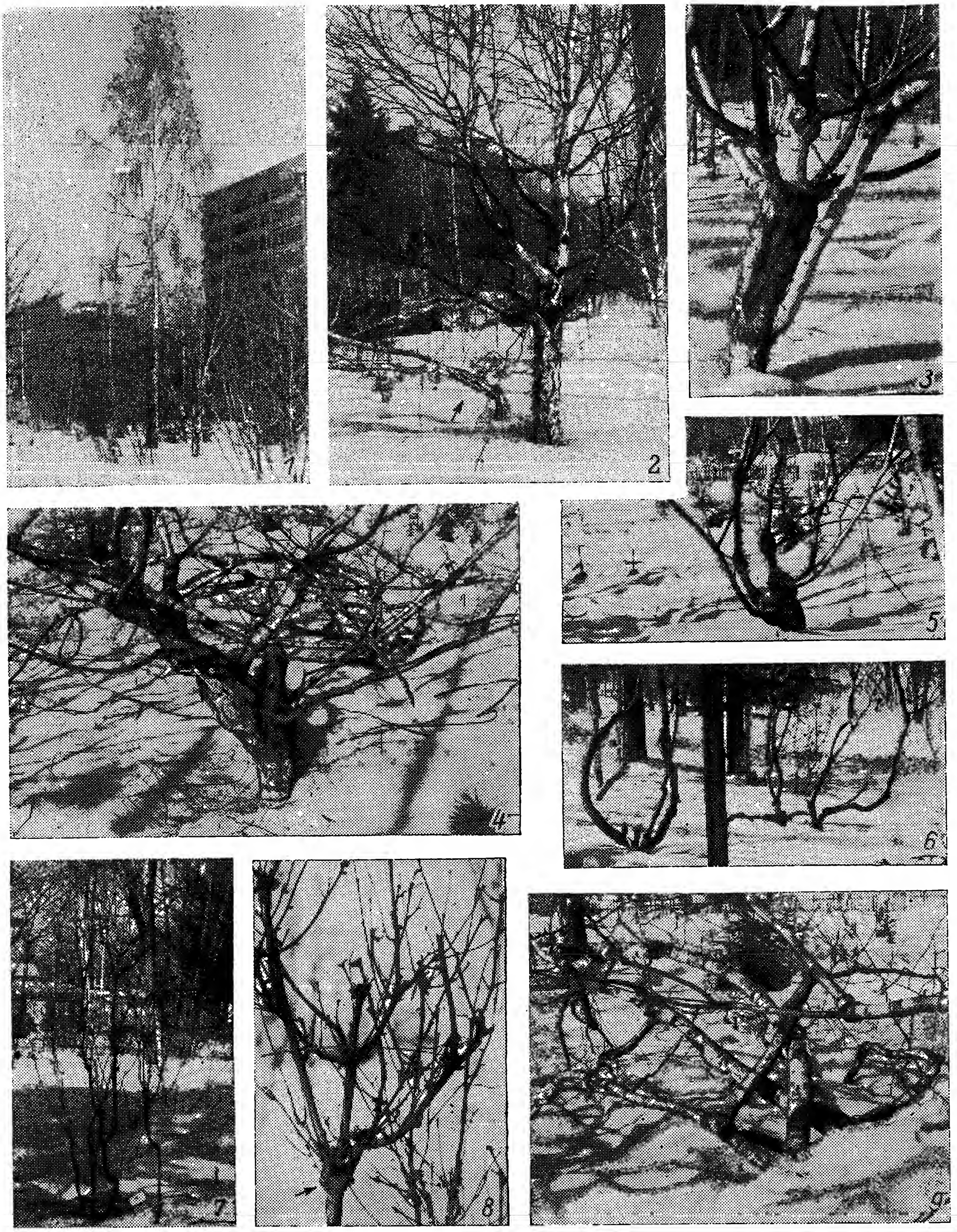


Рис. 1. Изменчивость жизненной формы растений, выращенных из семян *Betula pendula*.

1 — высокоствольное растение, мало отличающееся от типичной березы повислой; *2* — береза с низким сбежистым стволом (стрелкой показан экземпляр с горизонтальным стволом); *3—5* — растения с укороченной главной осью и неправильным ветвлением; *6* — лировидные растения, главная ось полностью редуцирована; *7* — кустарниковая форма карельской березы (внизу для сравнения — упаковка сигарет); *8* — верхняя часть одного из стеблей кустарниковой формы карельской березы, напоминающая «ведьмину метлу» (стрелкой показан небольшой стволовой кап); *9* — растение со стелющейся кроной, главная ось полностью редуцирована.

все переходы от высокоствольных деревьев, морфологически мало отличающихся от типичной березы повислой, к карликовым растениям с короткими стволами и своеобразным неправильным ветвлением (рис. 1, *1—9*). У отдельных деревьев с признаками карельской березы репрессируется верхушечная почка и главная ось многократно раздваивается, возникает так называемая лировидная (по Любавской, 1966) форма (рис. 1, *6*). Имеются экземпляры, у которых формируются стелющиеся стебли (рис. 1, *9*). При полном подавлении верхушечного роста карельская береза приобретает форму невысоких кустов с тонкими интенсивно ветвящимися стволиками (рис. 1, *7*). Лидирующие побеги у кустовидных растений возникают из боковых почек, верхушечные почки ежегодно отмирают. В зоне верхних узлов образуются группы почек или шаровидные наплывы с придаточными почками на поверхности — подобия мелких капов. Пролиферирующие группы почек формируют пучки побегов, напоминающие «ведьмины метлы» (рис. 1, *8*). Эти растения с крайне подавленным осевым ростом обычно стерильны.

С уменьшением высоты форма ствола у карельской березы становится более аномальной. Вследствие неравномерного радиального прироста на стволе и ветвях возникают шаровидные утолщения. Древесина утолщений насыщена лучевыми аномалиями. В древесине между аномалиями доля паренхимы, особенно лучевой, по данным Любавской (1978), значительно больше, чем в древесине «нормальной» березы повислой.

В целом карельская береза отличается от типичной березы повислой следующими морфологическими особенностями: редуцированным ростом в высоту, вплоть до полной утраты главного ствола и перехода к кустарниковой жизненной форме, измененной формой ствола, переходом формы кроны от эллиптической к шаровидной, своеобразной древесиной с регулярно возникающими лучевыми аномалиями. Нетрудно заметить, что перечисленные особенности карельской березы отражают тенденцию к ослаблению осевого роста и усилению радиального. Можно предположить, что одновременное подавление прироста в высоту, отмирание верхушечных почек, аномальная деятельность камбия — это результат нарушения регуляции ростовых процессов и в первую очередь системы, контролирующей дифференциацию частей в процессе построения целого организма.

Таким образом, пример с карельской березой показывает, что закономерности, проявляющиеся при формировании аномальной древесины, могут наблюдаться и в строении целых растений при их аномальном росте.

Приведенный пример далеко не единичный. Известно, что при продвижении древесных растений на север, в тундру, и в высокогорье они приобретают карликовую форму, превращаются в кустарники. Так, для стланиковой формы *Alnus viridis* DC. характерно постепенное затухание деятельности верхушечной меристемы. В основании укороченных верхушечных побегов закладываются группы сближенных почек. Боковые побеги нарастают быстрее главной оси и со временем обгоняют ее. Моноподиальный рост сменяется симподиальным. Постепенно главная ось становится незаметной в общей массе боковых ветвей, развившихся за счет спящих почек в основании главного побега. Осевые анатомические элементы древесины у этих растений с подъемом в горы укорачиваются, а лучи расширяются (Кудряшов, Барыкина, 1966). Аналогичные изменения наблюдаются при формировании стлаников у *Pinus mugo* Turra и *Juniperus sibirica* Burgsd. (Барыкина и др., 1963).

Сокращение длины осевых элементов древесины, увеличение доли паренхимы, расширение лучей наблюдаются у карликовых форм яблони *Malus* Mill. по сравнению с высокорослыми (Лотова, 1958).

Эволюция жизненных форм софоры *Sophora* L. от древесных к кустарниковым и травянистым сопровождалась подавлением камбиальной активности, укорочением камбиальных клеток и их производных, увеличением доли лучевой паренхимы в ксилеме (Лотова, Морозова, 1964). Очевидно, эта закономерность носит более общий характер, так как вообще переход от древесных форм к травянистым в процессе эволюции также сопровождался изменениями в деятельности камбия, уменьшением прироста в высоту и паренхиматизацией стебля (Bailey, 1911; Sinnot, Bailey, 1914, 1922; Jeffrey, 1917, 1925; Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1948).

Нарушение дифференциации может проявляться в строении отдельных частей дерева, не отражаясь существенно на растении в целом. К подобного рода нарушениям морфогенеза можно отнести «ведьмины метлы». Эти аномальные структуры возникают на ветвях многих хвойных и лиственных деревьев (рис. 2, *3*) под воздействием вирусов, эпифитных и патогенных грибов, насекомых, клещей, при поселении на деревьях омелы *Viscum* L. и даже при объедании ветвей оленями; могут они возникать и вследствие соматических мутаций (Носков,

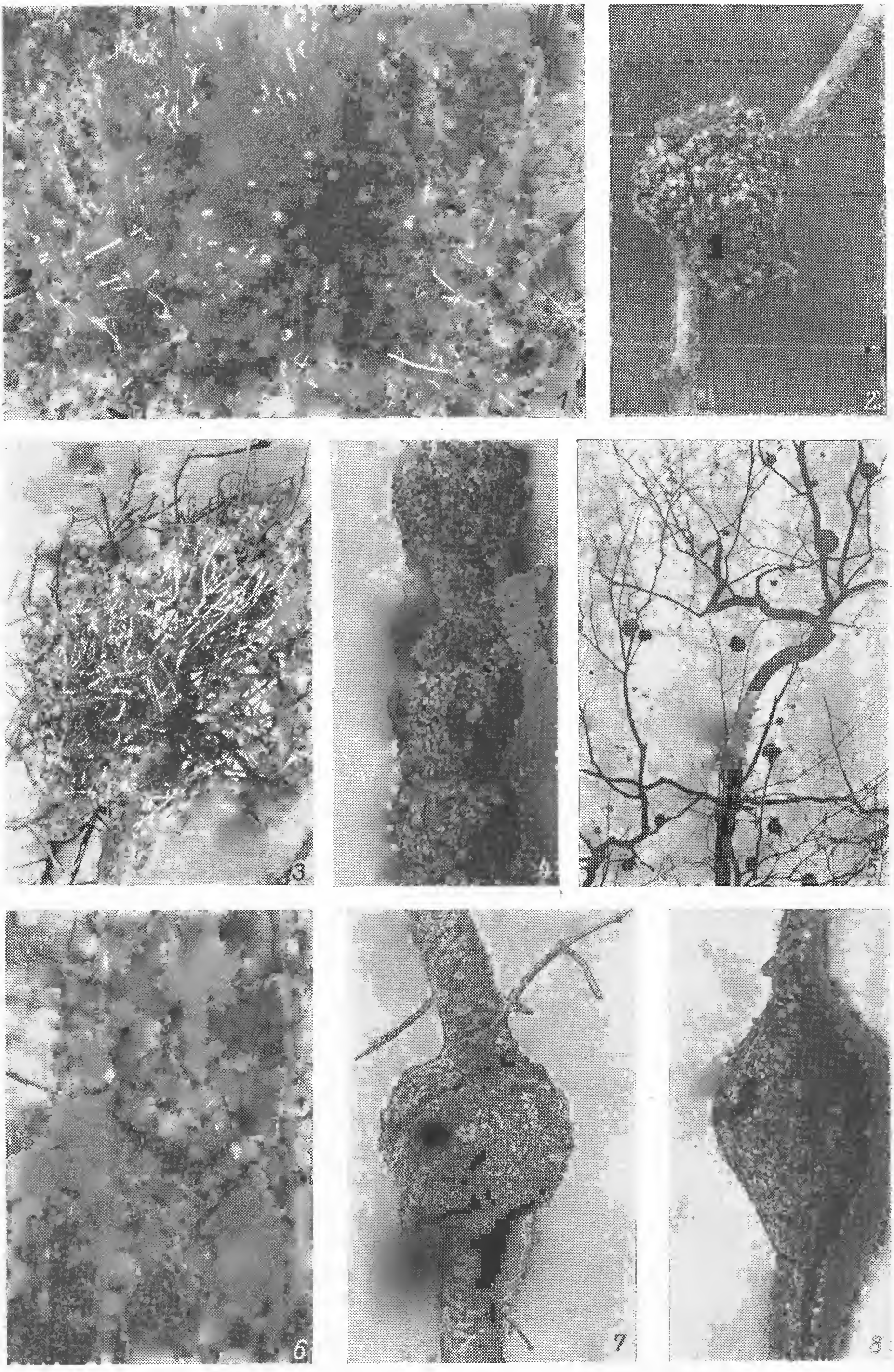


Рис. 2. Аномальные части стебля.

1 — прикорневой кап *Acer negundo* с порослью и множеством сферобластов; *2* — скопление придаточных почек, способное дать начало капу или «ведьминой метле», *Betula pubescens*; *3* — «ведьмина метла» на *Abies sibirica*; *4* — галловая болезнь *Populus tremula*; *5* — мелкие капы на ветвях *Betula pubescens*; *6* — сувель на стволе *Betula pendula*; *7* — «рак» на ветви *Abies sibirica*; *8* — утолщение ветви *Pyrus communis* в месте поселения *Viscum album*.

Негруцкий, 1956; Waxman, 1969, 1975; Туровцев, 1975). Мы наблюдали массовое образование «ведьминых метел» на малине обыкновенной *Rubus idaeus* L. под воздействием гербицидов. Как видим, это явление широко распространено и служит одним из возможных проявлений неспецифической ответной реакции на внешние и внутренние денормализующие воздействия.

Образование «ведьминой метлы», по данным ряда авторов (Ванин, 1955; Waxman, 1975; Полякова, 1977), начинается с нарушения апикального доминирования, проявляющегося в репрессировании терминальной почки бокового побега, и одновременно — в образовании сближенной группы придаточных почек вблизи прекратившего развитие апекса. Придаточные почки пролиферируют, верхушечные (на вновь возникших побегах) тоже подавляются и в их основании вновь возникают группы придаточных почек; так же происходит и дальнейший рост «ведьминой метлы», в пространственной организации которой проявляется, по выражению В. Н. Любименко (1923), лучистая симметрия. Таким образом, при аномальном росте по типу «ведьминой метлы» вместо удлиняющейся за счет метамеров ветви возникает пучок радиально организованных побегов.

Примером местных структурных аномалий с усиленным радиальным ростом могут служить стволовые и прикорневые капы (рис. 2, *1*, *2*, *5*). Кап представляет собой периферическое или одностороннее разрастание древесины ствола. На поверхности наплыва или в толще его коры находятся многочисленные спящие почки. Следы почек в виде ветвящихся лучей расходятся от сердцевины ствола, из морфологического центра капа. Эти наплывы могут образовываться в зоне корневой шейки, на стволе, реже на ветвях (Казарцев, 1962; Коровин, 1970). В той или иной степени развитые капы встречаются у большинства отечественных и интродуцированных на территорию нашей страны древесных пород. Массовое образование капов в определенных регионах наблюдается у ореха грецкого *Juglans regia* L., березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., ольхи черной *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., дуба монгольского *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.; в городских посадках — у клена ясенелистного *Acer negundo* L. (рис. 2, *1*). Способностью к массовому образованию стволовых капов обладают некоторые виды тополя *Populus* L. и клен ясенелистный. Большинство исследователей едины во мнении, что прикорневые капы представляют собой специализированные образования, предназначенные для вегетативного возобновления в условиях, затрудняющих семенное размножение (Коровин, 1971, 1975; James, 1984; Lacey, Jahnke, 1984). Стволовые капы, образуя побеги из спящих почек, способствуют восстановлению ассимилирующей поверхности кроны ослабленных деревьев и обеспечивают временное продление существования особи (Коровин, 1975).

Внутренняя организация капов представляет собой нечто среднее между «ведьминой метлой» и сувелем — наплыв древесины с разветвленными внутри него почечными следами, напоминающими пучок побегов. Осевой рост в этих образованиях практически не проявляется. Трахеальные элементы древесины, меняя свое пространственное расположение в ходе радиального прироста, образуют всевозможные петли и изгибы. В древесине капов по сравнению с обычной стволовой древесиной значительно возрастает доля осевой и особенно лучевой паренхимы. Таким образом, во внешнем и внутреннем строении капов наблюдается ярко выраженная радиальная пространственная организация при полном подавлении осевого роста.

В отношении «аномальности» капов необходима оговорка. Строение древесины и коры капов вне сомнения аномально по сравнению с нормальной стволовой древесиной и корой, однако образование этих структур является полезным для растений приспособлением, следствием экологической адаптации. В случаях с капами, как и в примерах с карликовыми древесными растениями, понятие «аномалия» неабсолютно, как неабсолютно оно и во многих других случаях, ибо при формировании аномальных структур обычно присутствует элемент необходимости.

На стволах сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., березы повислой и березы пушистой часто образуются наплывы древесины без почек и побегов на поверхности, так называемые сувели (рис. 2, *6*). Эти структурные аномалии мало изучены, причина их образования неизвестна. Нам приходилось встречать сувели, возникавшие в зоне зарастания гнилого сучка, однако в большинстве случаев мы не находили никаких изменений, которые можно было бы связать с причиной образования этого наплыва.

Форма сувелей может быть неправильной, но чаще напоминает шар. Такие наплывы могут достигать значительных размеров (более 1 м в диаметре) и располагаться в любом участке ствола, но в большинстве случаев они встречаются под кроной, ниже первого живого сучка.

Древесина сувелей, по нашим наблюдениям, отличается от нормальной свилеватым расположением осевых элементов (очевидно, иного расположения волокон в наплыве подобной формы нельзя и ожидать), низким процентом сосудов и повышенным содержанием лучевой паренхимы. Иногда возникающие в древесине сувеля аномальные сердцевинные лучи расположены неравномерно и не являются характерной чертой строения этих наплывов. Нарушение дифференциации при формировании сувелей проявляется в утере осевого расположения трахеальными элементами и в усиленном радиальном приросте, значительно превышающем прирост прямослойной стволовой древесины.

Можно предположить, что увеличение доли лучевой паренхимы здесь и в других случаях радиальной пролиферации вторичной ксилемы происходит не как прямое следствие нарушения дифференциации, а как явление, сопутствующее радиальному разрастанию, ибо при увеличении объема шарообразной фигуры заполнение внутреннего пространства этой фигуры можно описать, как расширение лучей.

Среди патологических новообразований, имеющих ярко выраженную тенденцию к радиальному разрастанию, следует назвать «раковые» наросты на стволах и ветвях хвойных. «Рак» пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. (рис. 2, 7) вызывается ржавчинным грибом *Melampsorella cerastii* (Mart.) Winter (Ванин, 1955; Жуков, 1978), этот же возбудитель вызывает аналогичное заболевание у пихты кавказской *Abies nordmanniane* (Stev.) Spach. (Гурьянова, 1966). Грибы из разных систематических групп приводят к возникновению «раковых» наплывов на стволах сосны обыкновенной и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. (Слепян, Богуславская, 1969; Соколов, Щедрова, 1971; 1975а, б), лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. (Самцов, 1981), сосны скрученной *Pinus contorta* Dougl. ex Loud (Peterson, 1960). Это широко распространенное заболевание проявляется в виде местного булавовидного разрастания древесины стволов и ветвей. Указанные выше авторы акцентируют внимание на том, что в древесине наплывов трахеальные элементы имеют беспорядочное, свилеватое расположение, а доля лучевой паренхимы резко возрастает. Так, по данным R. Peterson (1960), в нормальной древесине сосны скрученной лучевая паренхима составляет 8 % объема древесины, а в «раковом» наплыве — 29 %. Одновременно отмечается возникновение многорядных лучей, не свойственных древесине перечисленных видов, не считая лучей, включающих горизонтальные смоляные ходы.

По нашим наблюдениям, в древесине «раковых» опухолей пихты сибирской доля лучей в общем объеме древесины составляет 23 %, а в нормальной древесине ствола — 9 %. Кроме того, древесина изученных нами наплывов характеризовалась не только наличием многорядных лучей, но и регулярным возникновением широких аномальных лучей. Каждый аномальный луч представляет собой расширяющийся в тангентальной плоскости конгломерат паренхимных и трахеальных элементов.

Совершенно аналогичные анатомические изменения происходят в древесине некоторых хвойных и лиственных пород при повреждении низкими температурами (Zalasky, 1975). По краям морозобойной зоны появляется наплыв древесины, годичные кольца которого состоят из деформированных и латерально разросшихся лучей, образованных пролиферирующей лучевой паренхимой. Через какое-то время поврежденная зона зарастает нормальной древесиной, но этому предшествует образование наплыва, напоминающего сувель.

Уменьшением длины осевых анатомических элементов, их свилеватым расположением и увеличением доли лучевой паренхимы сопровождается формирование и множества других наплывов, возникающих на стволах и ветвях древесных растений. Такие изменения мы наблюдали, изучая внутреннее строение четкообразных утолщений на ветвях осины, тополя дрожащего *Populus tremula* L. при так называемой галловой болезни (рис. 2, *4*), возбудитель которой пока не известен (Жуков, 1966); разрастаний на ветвях груши кавказской *Pyrus communis* L., возникающих в месте поселения омелы (рис. 2, *8*); наплывов на ветвях березы повислой, образующихся (предположительно) вследствие инвазии патогенных микроорганизмов, и ряда других наплывов древесины.

Отличие формы каждого конкретного наплыва от идеальной сферической объясняется, как мы представляем, прежде всего характером взаимодействия денормализующего начала с механизмами нормальной регуляции, так как любой наплыв, развивающийся по собственным специфическим закономерностям, не может быть полностью свободным от воздействия системы, контролирующей нормальную дифференциацию.

В связи с высказанным последним положением особый интерес представляют сферобласты — образования, не зависящие или почти не зависящие в своем развитии от системы, координирующей дифференциацию частей дерева в онтогенезе.

Сферобласты — это округлые, эллиптические или каплеобразные древесинные тела, иногда встречающиеся на стволах хвойных и лиственных деревьев. Мы находили эти образования на стволах дуба черешчатого *Quercus robur* L., явора (клена ложноплатанового) *Acer pseudoplatanus* L., лиственницы ольгинской *Larix olgensis* Henry и лиственницы Комарова *L. komarovii* Kolesn. С большой частотой сферобласты встречаются на прикорневых капах березы пушистой и клена ясенелистного (рис. 2, *1*).

В литературе этим мелким и простым по форме образованиям уделяется небольшое внимание (Негер, 1927; Иванов, 1939; Stone, Cornwell, 1968; Коровин, 1970).

Механизм образования сферобластов, по данным литературы и нашим наблюдениям, следующий. Спящая почка на стволе или капе по каким-либо причинам отмирает, но заложившийся в основании этой почки камбий сохраняет активность, продолжая образовывать луб и древесину. До отмирания почки дифференциация и пространственная упорядоченность производных камбия в ее основании контролировались апикальной меристемой, после отмирания этот же камбий, будучи «бесконтрольным», продолжает делиться и формирует шарик древесины с лубом на его поверхности. Процесс этот может длиться многие годы. Вначале сферобласт растет в толще коры; увеличиваясь в размерах, он все больше выступает над ее поверхностью. Луб сферобласта контактирует с лубом той части дерева, на которой он образовался, связь древесины сферобласта с древесиной ствола осуществляется лишь через сохранившийся почечный след, представляющий собой тонкий ксилемный тяж. Иногда таких тяжей несколько. Вероятно, дополнительные тяжи образуются вследствие заложения новых меристематических зон или пролиферации определенных участков камбия сферобласта, находящихся вблизи камбия ствола.

К настоящему времени система регуляции, обеспечивающая дифференциацию частей в процессе построения целого растения, изучена недостаточно. Во всяком случае, сейчас весьма сложно определить, какие именно нарушения регуляции ростовых процессов способствуют образованию сферобластов. Мы предполагаем, что образование этих шаровидных тел происходит тогда, когда какая-то локальная меристематическая зона становится автономной по отношению к системе, контролирующей структурную организацию всего растения.

Камбий сферобласта, не получая соответствующей информации, необходимой для построения свойственного данному виду стебля или соответствующей части этого стебля, или получая искаженную, не воспринимаемую им информацию, формирует наиболее экономичную (по отношению поверхности к объему) фигуру, приближающуюся по форме к сфере.

Лишенный собственного ассимиляционного аппарата и корней, сферобласт полностью зависит от растения, на котором он образовался, и вместе с тем он представляет собой нечто самостоятельное, характеризующееся собственной системой регуляции роста. Это образование можно рассматривать как аномаль ный стебель со свойственными древесному стеблю метамерами — слоями годичных приростов древесины, состоящими из очень коротких трахеальных элементов и обильной паренхимы. Структурные элементы с осевой пространственной организацией в сферобластах полностью отсутствуют.

Изучение внутренней и внешней морфологии рассмотренных аномальных структур дало нам основание сформулировать закономерность, которой, мы полагаем, подчиняются не только перечисленные здесь случаи, но и ряд других встречающихся в природе проявлений аномального роста.

У древесных растений при формировании аномального стебля или аномальной части его наблюдаются следующие морфологические изменения: ингибирование осевого роста, сопровождающееся уменьшением длины осевых структурных элементов, расширением лучей и усилением паренхиматизации древесины; осевая пространственная организация заменяется радиальной; крайняя степень денормализации приводит к полной редукции главной оси либо к превращению стебля в шаровидное тело или пучок побегов.

Сформулированная закономерность иллюстрируется схемой (рис. 3). Приведенные на схеме градации не являются в полном смысле иерархической системой, так как ни в одном конкретном случае нам не приходилось наблюдать полного ряда превращений от высокого дерева к лишенному листвы и корней древесинному шарику. Большинство аномальных изменений в строении ствола или его части проявляется дискретно и обычно относится к какой-либо одной градации данной схемы. Вместе с тем есть примеры, убедительно демонстрирующие преемственность выделенных нами градаций. Не вызывает сомнений наличие всех переходов между показанными в левой части схемы жизненными формами. «Ведьмина метла» морфологически сходна с кустарником, она способна передавать в семенном потомстве свои характерные признаки и существовать в таком виде самостоятельно (Носков, Негруцкий, 1956; Waxman, 1975). Отдельные экземпляры кустарниковой формы карельской березы особенностями строения приближаются к «ведьминой метле» (рис. 1, *8*).

Существует, с нашей точки зрения, не только формальная, но и филогенетическая связь между «ведьминой метлой» и капом. Нам неоднократно приходилось встречать экземпляры березы пушистой с капами на ветвях разного порядка (рис. 2, *2*, *5*). Развитие таких капов начинается с появления на однолетних ветвях групп почек в одном узле. Увеличение числа почек сопровождается разрастанием древесины в зоне их заложения. Почки на поверхности таких наплывов остаются спящими. В отдельных случаях наплыва древесины не образуется, а сгруппированные почки дают пучок интенсивно ветвящихся побегов — возникает «ведьмина метла». На стволиках кустарниковой формы карельской березы, на которой, как отмечалось, могут возникать «ведьмины метлы» одновременно с образованием групп сближенных почек, иногда формируются наплывы древесины, напоминающие мелкие капы, т. е. одни и те же скопления почек могут превращаться или в «ведьмину метлу», или в кап.

Капы вместе с тем по своему строению близки к сувелю. У березы пушистой и ореха грецкого иногда встречаются капы с небольшим числом почек, расположенных на поверхности наплыва в виде редких разрозненных групп. Иногда почек бывает так мало, что трудно решить, капом или сувелем следует считать такой наплыв.

Сувели, «раковые» наплывы древесины на стволах и ветвях хвойных, галловая болезнь осины, наплывы, возникающие на стволах груши кавказской при поселении омелы, и прочие разрастания древесины стволов и ветвей отнесены нами к одной градации, так как принципиальных различий в строении этих образований мы не выявили.

По макро- и микроструктуре сферобласты ближе всего к сувелям и тем не менее им отведено отдельное последнее место в предлагаемой схеме. Мы рассматриваем эти образования как наиболее аномальную форму существования древесного стебля.

В заключение считаем необходимым ограничить круг случаев, к которым может относиться выявленная нами закономерность. Прежде всего мы ее распространяем на стебель древесных растений, на его внутреннее и внешнее строение. Рассмотренные нами случаи аномального роста связаны с неспецифиче-

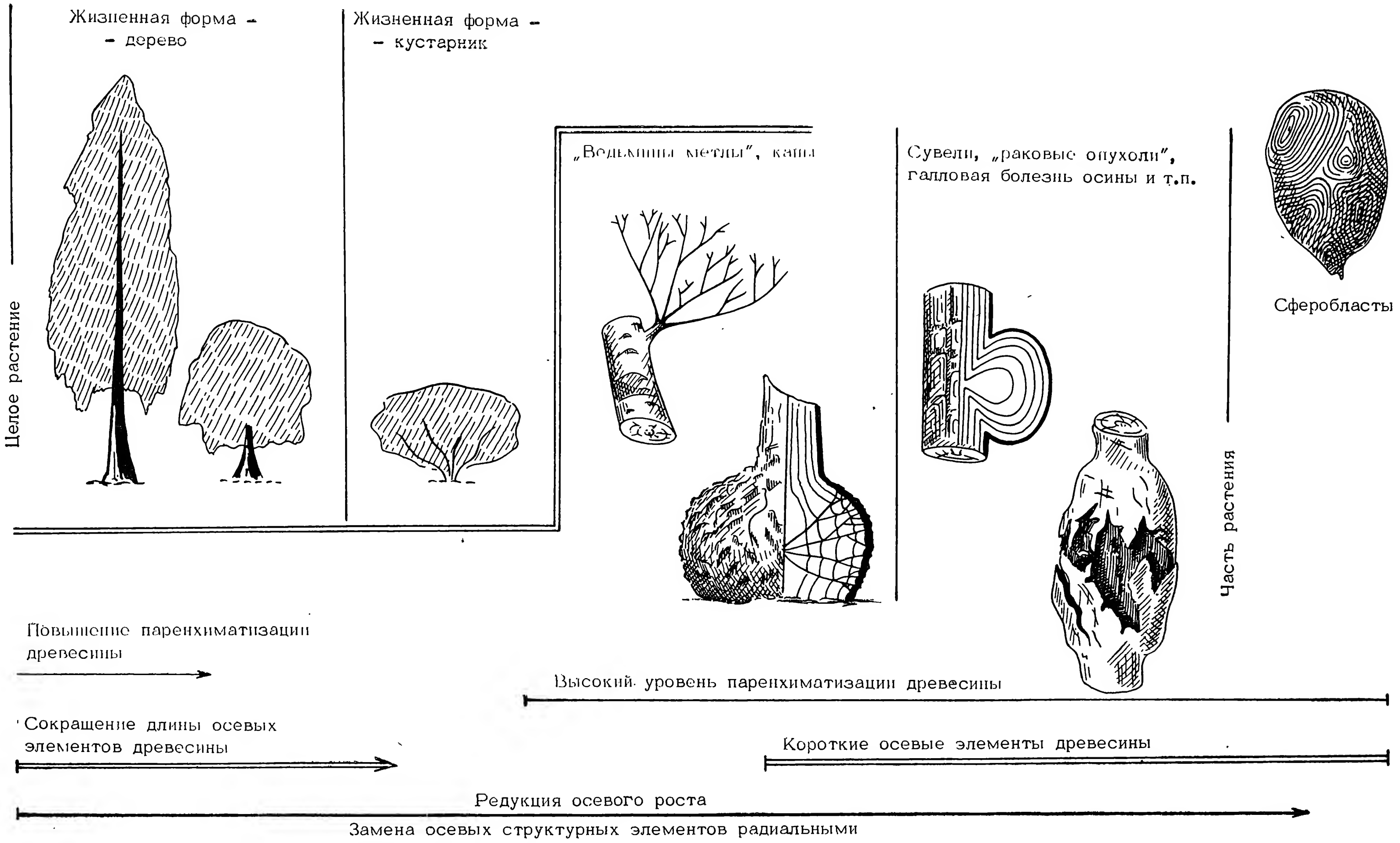

Жизненная форма – – дерево
Жизненная форма – – кустарник
Целое растение
„Ведьмины метлы", капы
Сувели, „раковые опухоли", галловая болезнь осины и т.п.
Часть растения
Сферобласты
Повышение паренхиматизации древесины
Высокий уровень паренхиматизации древесины
Сокращение длины осевых элементов древесины
Короткие осевые элементы древесины
Редукция осевого роста
Замена осевых структурных элементов радиальными

Рис. 3. Направление структурных изменений стебля древесных растений при аномальном росте.

скими нарушениями регуляции ростовых процессов, выражающимися в изменении характера дифференциации. Возникающие при этом структурные изменения обычно полностью не нормализуются и поддерживаются в последующих метамерах. Не все структурные изменения стебля, связанные с нарушением дифференциации, могут укладываться в рамки нашей схемы. Исключением являются фасциации. Других исключений мы не встречали, но допускаем, что они могут быть. Не укладываются в рамки данной закономерности изменения в строении древесины, выражающиеся в образовании прослоек паренхимы, изолирующих зоны проникновения патогенных органов, токсичных химических соединений, механически поврежденные участки стволов и ветвей и т. п. Образование таких паренхимных прослоек рассматривается как способ активной защиты растений, неспецифическая ответная реакция (Jewell et al., 1982; Loebenstein et al., 1982; Tippett, 1982; Шиго, 1985). Эти структурные изменения носят временный характер и наблюдаются в ограниченном числе годичных приростов.

Приведенная схема не является классификацией рассматриваемых случаев аномального роста, так как не отражает многообразия морфологических изменений, встречающихся в природе.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П., *Кудряшов Л. В.*, *Класова А. Н.* Строение и формирование стланников у *Pinus mughus* Scop. и *Juniperus sibirica* Burgsd. в Восточных Карпатах. — Бот. журн., 1963, т. 17, № 7, с. 917—921. — *Ванин С. И.* Лесная фитопатология. 4-е изд. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. 416 с. — *Гурьянова Т. М.* Ржавчинный рак пихты кавказской в Тебердинском заповеднике. — Тр. Тебердинского гос. заповед., 1966, вып. 5, с. 204—215. — *Жуков А. М.* Галловая болезнь осины в Новосибирской обл. — Изв. СО АН СССР, 1966, т. 2, вып. 8, с. 142—144. — *Жуков А. М.* Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 242 с. — *Иванов Л. А.* Анатомия растений. Л.: Гослестехиздат, 1939. 256 с. — *Казарцев И. А.* Каповые формы грецкого ореха. — Науч. информация ВНИИЛМ, 1962, вып. 11, № 1, с. 30—32. — *Козо-Полянский Б. М.* Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж: Воронеж. обл. кн. изд-во, 1937. 254 с. — *Коровин В. В.* Особенности строения березовых капов. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 11, с. 1575—1584. — *Коровин В. В.* О биологическом значении березовых капов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971, т. 76, № 2, с. 113—118. — *Коровин В. В.* Образование капов у березы пушистой как форма экологической адаптации. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 170—173. — *Коровин В. В.*, *Зуихина С. П.* Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы, ольхи. — Биол. науки, 1985, № 8, с. 68—73. — *Коровин В. В.*, *Зуихина С. П.*, *Шувалов С. В.* Аномальная древесина явора на Северном Кавказе. — В кн.: Науч. тр. МЛТИ. М.: Изд-во МЛТИ, 1985, вып. 167, с. 122—125. — *Коровин В. В.* Общее в строении аномальных древесин. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 4, с. 472—476. — *Кудряшов Л. В.*, *Барыкина Р. П.* Биология и формирование стланниковой структуры у *Alnus viridis* в Восточных Карпатах. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, № 2, с. 39—53. — *Лотова Л. И.* Сравнительно-анатомическое исследование древесины высокорослых и карликовых форм яблони (*Malus*). — Бот. журн., 1958, т. 18, № 12, с. 1728—1734. — *Лотова Л. И.*, *Морозова Е. М.* Структурная эволюция побегов трех жизненных форм софоры. — Вестн. МГУ. Сер. Биологии и почвоведения, 1964, № 3, с. 30—39. — *Любавская А. Я.* Селекция и разведение карельской березы. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 123 с. — *Любавская А. Я.* Текстура и анатомическое строение древесины карельской березы различных жизненных форм. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 193—197. — *Любавская А. Я.* Карельская береза. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 156 с. — *Любименко В. Н.* Курс общей ботаники. Берлин: Гос. изд-во РСФСР, 1923. 1042 с. — *Негер Ф. В.* Болезни древесных пород. М.: Гослестехиздат, 1927. 151 с. — *Носков В. И.*, *Негруцкий С. Ф.* К вопросу о происхождении «ведьминых метел» на сосне. — В кн.: Науч. зап. ВЛТИ. Воронеж: Изд-во ВЛТИ, 1956, т. 15, с. 207—210. — *Полякова А. И.* «Ведьмины метлы» и фасциации у сосны Сосновского в высокогорных условиях Тебердинского заповедника. — В кн.: Тр. Тебердинского гос. заповед., 1977, № 9, с. 254—262. — *Самцов А. С.* Структурные особенности раковых образований хвойных пород. — В кн.: Современные проблемы древесиноведения: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. конф. Воронеж, 1981, с. 63—65. — *Слепян Э. И.*, *Богуславская З. В.* Вредоносность и структурные особенности развития язвенного рака стволов сибирской ели. — Лесоведение, 1969, № 6, с. 81—82. — *Соколов Д. В.*, *Щедрова В. И.* Исследование раковой болезни ели. — В кн.: Защита леса от вредных насекомых и болезней: Докл. науч.-техн. конф. Воронеж, 1971, т. 3, с. 117—121. — *Соколов Д. В.*, *Щедрова В. И.* Анатомическое исследование древесины раковых образований ели обыкновенной. — В кн.: Защита леса. Межвузовский сборник науч. тр. Л.: Изд-во ЛТА, 1975а, вып. 1, с. 112—116. — *Соколов Д. В.*, *Щедрова В. И.* Некоторые данные о раковой болезни хвойных деревьев. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975б, с. 165—168. — *Соколов Н. О.* Некоторые особенности анатомического строения древесины карельской березы. — Тр. ЛТА. Л.: Изд-во ЛТА, 1948, вып. 64, с. 83—90. — *Тахтаджян А. Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных.

М.: Изд-во МОИП, 1948. 300 с. — *Туровцев Н. И.* Индукция тератологических уклонений у плодовых растений под влиянием мутагенных факторов. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 238—243. — *Шиго А. Л.* Изоляция и локализация повреждений у деревьев. — В мире науки, 1985, № 6, с. 48—56. — *Bailey J. W.* The relation of the leaf-trace to the formation of compound rays in the lower dicotyledons. — An. Bot., 1911, vol. 25, p. 225—241. — *Bailey J. W.* The evolutionary history of the wood of the dicotyledons and its phylogenetic significance. — An. Bot., 1912, vol. 26, p. 647—661. — *James S.* Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems. — Bot. Rev., 1984, vol. 50, N 3, p. 225—266. — *Jeffrey E. C.* The anatomy of woody plants. Chicago: Illinois Univ. Press., 1917. 478 p. — *Jeffrey E. C.* The origin of parenchyma in geological time. — Proc. Nat. Ac. Sci. USA, 1925, vol. 11, p. 106—110. — *Jewell F. F.*, *Jewell D. C.*, *Walkinshaw C. H.* Histopathology of anatomical mechanisms for resistance to fusiform rust in slash pine. — In: Resistance to disease and pests in forest trees. Wageningen: Pudoc, 1982, p. 110—118. — *Lacey C. J.*, *Jahnke R.* The occurrence and nature of lignotubers in *Notolaea longifolia* and *Elaeocarpus reticulatus*. — Austral. J. Bot., 1984, N 3, p. 311—322. — *Loebenstein G.*, *Spigel S.*, *Gera A.* Localized resistance and barrier substances. — In: Active defence mechanisms in plants. New York; London: Plenum Press, 1982, p. 211—230. — *Peterson R. S.* Development of western gall rust in longepole pine. — Phytopathology, 1960, vol. 50, p. 876—881. — *Sinnott E. W.*, *Bailey I. W.* The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. — An. Bot., 1914, vol. 28, p. 547—600. — *Sinnott E. W.*, *Bailey I. W.* The significance of the «folliar ray» in the evolution of herbaceous angiosperms. — An. Bot., 1922, vol. 36, p. 523—533. — *Stone E. L.*, *Cornwell S. M.* Basal bud burls in *Betula populifolia*. — Forest Sci., 1968, N 1, p. 64—65. — *Tippett J. T.* Barrier zones to vascular pathogens. — In: Active defence mechanism in plants. New York; London: Plenum Press, 1982, p. 358—359. — *Waxman S.* Variability in rooting and survival of cuttings from white pine «witches-broom» seedlings. — Proc. Int. Plant. Prop. Soc., 1969, vol. 19, p. 338—344. — *Waxman S.* «Witches-brooms» sources of new and dwarf form of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species. — Acta Hort., 1975, N 54, p. 25—32. — *Zalasky H.* Low-temperature-induced cancers and burls in test conifers. — Canad. J. Bot., 1975, vol. 53, N 21, p. 2526—2535.

ВНИИ химизации лесного хозяйства,
Ивантеевка, Московская область.

Получено 11 III 1986.

SUMMARY

There are following changes in morphology when an abnormal growth takes place in the whole stem of woody plants or in its local parts: inhibition of the axial growth which is followed by shortening of tracheal element lengths, widening of rays and increasing wood parenchymatization; an axial space organization is substituted by a radial one; definitive reduction of the main axis or transformation of the stem into a ball-shaped body or into a bunch of branches as a result of extremely high degree of abnormality.

СООБЩЕНИЯ

УДК 593. 16—181

А. П. Мыльников

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЖГУТИКОНОСЦА *CERCOMONAS LONGICAUDA* (*CERCOMONADIDAE*)

A. P. MYLNIKOV. ULTRASTRUCTURE OF THE FLAGELLATE *CERCOMONAS LONGICAUDA (CERCOMONADIDAE)*

Рассматривается ультраструктура бесцветного амебоидного жгутиконосца, выделенного из пресноводных проб. План строения жгутиконосца соответствует таковому у других видов рода *Cercomonas*. Обсуждается сходство этого рода с другими амебоидными жгутиконосцами, хризофитовыми водорослями и миксомицетами.

В настоящее время интенсивно изучаются жгутиконосцы, особенно бесцветные виды, таксономическое положение и филогения которых остаются неясными. К таким организмам относятся обычные обитатели пресных и морских вод из рода *Cercomonas* Dujardin (=*Cercobodo* Krassilstschick). Обычно это ползающие по твердому субстрату посредством работы жгутиков организмы, которые активно образуют псевдоподии различной формы, причем активное участие в движении этих организмов принимают как направленный вперед двигательный жгутик, так и тянущийся под телом клетки назад рулевой жгутик. По данным И. Красильщика (1886), рулевой жгутик у *Cercobodo laciniaegerens* совершает волнообразные (ундулирующие) движения от своей базальной части к концу. Пластиды, пиреноид и стигмы у представителей рода *Cercomonas* не обнаружены (Hollande, 1942). Некоторые альгологи относят род *Cercomonas* к бесцветным представителям отдела *Chrysophyta* (Starmach, 1980), тогда как протозоологи считают эти организмы относящимися к отряду Kinetoplastida (Жуков, 1971). Недавно мы показали, что род *Cercomonas* и некоторые другие амебоидные жгутиконосцы необходимо помещать в подтип *Tubulacristata*, согласно системе Л. Серавина (Крылов и др., 1980). Это подтверждается ультраструктурными данными по трем видам рода *Cercomonas* (Mignot, Brugerolle, 1975; Schuster, Pollack, 1978; Mylnikov, 1986), из которых ясно, что виды рода *Cercomonas* практически не имеют общих структур с представителями кинетопластид.

Из донных проб Рыбинского водохранилища мы выделили клон С-1, который был отнесен к виду *C. longicauda* (Жуков, 1971). Этот организм культивировали в чашках Петри, заполненных средой Пратта, с добавлением бактерии *Aerobacter aerogenes* в числе 10—100 млн экз/мл. Светооптические исследования проводили на микроскопе МБИ-3, снабженном фазово-контрастной приставкой КФ-5. Для электронно-микроскопического исследования взвесь жгутиконосцев сгущали центрифугированием. Осевшие особи фиксировали смесью 2 %-й OsO_4 и 0.6 %-м глутаральдегидом в 0.05 М фосфатном буфере в течение 15 мин при 1 °С. После дегидратации в серии спиртов и безводном ацетоне препарат помещали в смесь из эпона 812 и аралдита М. Срезы окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали под микроскопом JEM-100 С при 60 кВ. Гистохимических реакций не проводили.

Результаты исследования

Форма тела жгутиконосца эллипсовидная или веретеновидная (табл. I, *1—3*). Длина особи без учета псевдоподий варьирует от 8 до 12, ширина — от 3 до 7 мкм. Длина двигательного, направленного вперед жгутика составляет 10—15, рулевого — 14—20 мкм. Последний расположен между телом жгутиконосца и субстратом (дном чашки Петри). Двигательный жгутик совершает редкие взмахи, какая-либо активная работа рулевого жгутика не отмечена. Особи постоянно находятся в движении. Обычно одна неразветвленная псевдоподия располагается сзади тела. При замедлении движения особь выпускает псевдоподии разнообразной формы и размеров по всей поверхности тела. Когда численность клеток в чашке Петри превышает 75—100 тыс. экз./мл, небольшая их часть может плавать беспорядочно в толще воды. Однако основная масса клеток располагается на дне чашки или в поверхностной пленке воды. Цисты данный клон не образует.

Расположение основных органелл клетки и ее ультраструктур представлено на рисунке. Снаружи клетка жгутиконосца ограничена плазмалеммой, какие-либо чешуйки или толстая оболочка не обнаружены. Жгутики гладкие, отходят от двух кинетосом (базальных тел), которые лежат под углом 90° друг к другу в переднем конце клетки (табл. II, *1*). Кинетосомы и аксонемы жгутиков построены по формулам «9+0» и «9+2» соответственно. Переходная зона жгутиков находится на уровне поверхности тела. Следовательно, жгутики относятся к I типу, согласно D. Pitelka (1974). Рулевой жгутик лежит в продольном углублении клетки (желобке) и частично прикреплен к телу клетки в своей проксимальной части (табл. I, *4*; II, *6*). Вблизи кинетосом располагаются осмиофильные структуры — сателлиты кинетосом. От них отходят одиночные микротрубочки и ленты микротрубочек. Серийные срезы показали, что от кинетосомы рулевого жгутика отходят две ленты микротрубочек, а от кинетосомы двигательного жгутика — одна (табл. II, *1*, *2*). Число микротрубочек в лентах составляет 5—11. Между кинетосомами заметна небольшая поперечно-исчерченная структура (перемычка). Ленты микротрубочек проходят под поверхностью тела и вдоль жгутикового желобка.

Ядро располагается в переднем конце клетки. Его размер составляет 2.5—3.6 мкм. Ядрышко диаметром 0.65—0.70 мкм обычного строения лежит в центре или ближе к заднему концу ядра. На нескольких срезах в оболочке ядра видны поры (табл. II, *5*). Аппарат Гольджи представлен, по-видимому, одной диктиосомой с параллельно расположенными цистернами (табл. I, *4*). В цитоплазме лежат несколько телец с мелкозернистым содержимым, ограниченных тонкой мембраной (табл. II, *3*, *4*). Они похожи на микротельца, известные у многих водорослей (Dodge, 1973), и на паракуклеарные тела у видов рода *Cercomonas* (Mignot, Brugerolle, 1975). Более правильно называть их микротельцами исходя из их строения. У *C. longicauda* их размер составляет 0.12—0.62 мкм. Плотность матрикса этих структур варьирует. В клетке заметны несколько овальных митохондрий (0.36—0.63 мкм) с трубчатыми кристами (табл. II, *5*). В случае продольного среза таких крист они могут выглядеть пластинчатыми (табл. I, *4*). Матрикс митохондрий обычно темнее матрикса цитоплазмы. На некоторых срезах обнаружены капли запасных веществ, представленных, ве-

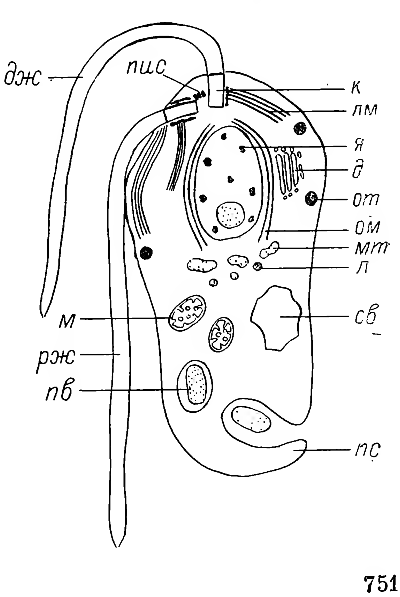


Схема строения *Cercomonas longicauda*.

д — диктиосома, *дж* — двигательный жгутик, *к* — кинетосома, *л* — липидная капля, *лм* — лента микротрубочек, *м* — митохондрия, *мт* — микротельце, *ом* — одиночные микротрубочки, *от* — осмиофильное тело, *пв* — пищеварительная вакуоль, *пс* — псевдоподия, *пис* — поперечно-исчерченная структура, *рж* — рулевой жгутик, *св* — сократительная вакуоль, *я* — ядро.

роятно, липидами (табл. II, *4*). Эндоплазматический ретикулум развит в значительной степени (табл. I, *4*; II, *5*). Цитоплазма заполнена большим числом рибосом.

Поглощение крупных частиц (бактерий) происходит с помощью псевдоподий. На табл. II, *6* показан момент после образования пищеварительной вакуоли. Захваченная бактерия окружена элементарной мембраной. В клетке обнаружена одна сократительная вакуоль, заполненная прозрачным содержимым. По периметру тела располагаются осмиофильные округлые тела диаметром 230—250 мкм, описанные у вида *Cercomonas* sp. как слизистые тела (Schuster, Pollack, 1978).

Пластиды, пиреноид, стигмы и утолщения проксимальной части жгутиков не обнаружены.

Обсуждение

Полученные данные позволяют составить схему строения *C. longicauda* (см. рисунок). Этот жгутиконосец характеризуется двумя разнонаправленными жгутиками, микротрубочковыми лентами, отходящими от кинетосом, митохондриями с трубчатыми кристами, отсутствием ризопласта, фаготрофией. Следует также отметить отсутствие мастигонем и чешуек на теле этого жгутиконосца. Детали ультраструктуры *C. longicauda* практически полностью соответствуют таковым у изученных видов этого рода, причем эти виды отличаются друг от друга размером тела и числом некоторых органелл. Так, у двух видов рода *Cercomonas*, изученных J. Mignot, G. Brugerolle (1975), A. Mylnikov (1986), единственное микротельце (паракуклеарное тело) расположено вблизи ядра, тогда как у *C. longicauda* несколько микротелец не имеют фиксированного расположения. Стоит подчеркнуть, что для жгутиков всех других видов рода *Cercomonas* характерны три микротрубочковые ленты, отходящие от кинетосом, как правило, к заднему концу тела. Обычны для них и осмиофильные тела, вероятно, содержащие слизь, как считают F. Schuster и A. Pollack (1978).

Виды рода *Cercomonas* по строению тела сходны с амебоидными жгутиконосцами Heteromita и Pseudospora (Swale, 1969, McDonald et al., 1977). Эти организмы поглощают пищу (бактерии) с помощью псевдоподий. Корешковая система жгутиков и митохондрии у них соответствуют таковым у *Cercomonas*.

Недавно появились работы по биологии и ультраструктуре бесцветного жгутиконосца Thaumatomonas lauterborni (Ширкина, Селиванова, 1982; Ширкина, 1983). У этого вида обнаружены два голых разнонаправленных жгутика, митохондрии с трубчатыми кристами, стрекательные органеллы, ленты микротрубочек, фаготрофия с помощью псевдоподий. В отличие от видов рода *Cercomonas* клетки тауматомонаса покрыты кремниевыми чешуйками, а циста имеет пробочку, что существенно сближает этот организм с хризофитовыми водорослями, как считают авторы.

Представителей рода *Cercomonas* и *Chrysophyta* можно сравнивать в плане сходства строения корешковой системы жгутиков, фаготрофии бесцветных форм, расположения кинетосом, строения митохондрий (Hibberd, 1976; Pienaar, 1980; Moestrup, 1982). Известно, что среди *Chrysophyta* встречаются организмы, образующие псевдоподии. Так, тенденция к амебоидности наблюдается у *Chrysamoeba radians* Klebs, подробно изученного D. Hibberd (1971). Этот организм образует филлоподии. Один из жгутиков сильно редуцирован. Однако представители рода *Cercomonas* лишены пластид, пиреноида, стигмы, спиралевидной структуры в аксонемах жгутиков, мастигонем. Таким образом, отличия этих амебоидных жгутиконосцев от хризофитовых водорослей значительны. Еще меньше у них сходства с другими группами водорослей (см. обзор Stewart, Mattox, 1980; Moestrup, 1982).

В определенной степени можно сравнивать план строения видов рода *Cercomonas* и жгутиковых стадий развития миксомицетов (Olive, 1975). Общими для них являются два неравных жгутика, строение корешковой системы жгутиков, митохондрии и фагоцитоз у амебоидных форм. Это в полной мере относится к протостелидам, которые считаются самыми примитивными миксомицетами

(Hung, Olive, 1973; Spiegel, 1981). Однако виды рода *Cercomonas* не образуют сетчатых плазмодиев и плодовых тел в отличие от миксомицетов.

Таким образом, таксономическое положение *C. longicauda* и рода *Cercomonas* остается неясным. Можно лишь говорить о принадлежности этих организмов к подтипу *Tubulacristata* (Крылов и др., 1980), который объединяет как фототрофные, так и бесцветные формы, имеющие трубчатые кристы в митохондриях.

ЛИТЕРАТУРА

Жуков Б. Ф. Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда Bodonina Hollande. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971, с. 241—284. — *Красильщик И.* Материалы к естественной истории и системаатике флагеллат. О *Cercobodo laciniaegerens* nov. gen. et nov. sp. — Зап. Новороссийск. о-ва естествоиспыт., 1886, т. 2, с. 211—245. — *Крылов М. В., Добровольский А. А., Исси И. В. и др.* Новые представления о системе одноклеточных животных. — В кн.:Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Наука, 1980, с. 122—132. — *Мыльников А. П.* Биология и ультраструктура амебоидных жгутиконосцев Cercomonadida ord. nov. — Зоол. журн., 1986, т. 65, вып. 5, с. 683—692. — *Ширкина Н. И.* Ультраструктура и цитохимия бесцветного жгутиконосца Thaumatomonas lauterborni de Saedelleer, 1931. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл., 1983, № 60, с. 29—33. — *Ширкина Н. И., Селиванова Г. В.* Особенности жизненного цикла бесцветного жгутиконосца Thaumatomonas lauterborni (Kinetoplastida, Thaumatomonadidae). — Зоол. журн., 1982, т. 61, вып. 6, с. 929—933. — *Dodge J. D.* The fine structure of algal cell. London; New York : Acad. Press, 1973. 261 p. — *Hibberd D. J.* Observations on the cytology and ultrastructure of *Chrysamoeba radians* Klebs (*Chrysophyceae*). — Brit. Phycol. J., 1971, vol. 6, N 2, p. 207—224. — *Hibberd D. J.* The ultrastructure and taxonomy of *Chrysophyceae* and *Prymnesiophyceae* (*Haplophyceae*): a survey with some new observations on the ultrastructure of the *Chrysophyceae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1976, vol. 72, N 1, p. 55—80. — *Hollande A.* Étude cytologique et biologique de quelques flagellée libres. — Arch. zool. exp. et gen., 1942, vol. 83, p. 1—268. — *Hung C.-J., Olive L. S.* Ultrastructure of the ameboid cells of *Protostelium zonatum* (*Mycetozoa*). — J. Protozool., 1973, vol. 20, N 2, p. 252—263. — *McDonald C. M., Darbyshire J. F., Ogden C. G.* The morphology of a common soil flagellate, Heteromita globosa Stein (Mastigophorea: Protozoa). — Bul. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Zool., 1977, vol. 6, N 2, p. 255—264. — *Mignot J. P., Brugerolle G.* Étude ultrastructurale de *Cercomonas* Dujardin (=*Cercobodo* Krassilstschick), protiste flagellée. — Protistologica, 1975, t. 11, N 4, p. 547—554. — *Moestrup O.* Flagellar structure in algae: a review with new observations particulary on *Chrysophyceae*, *Phaeophyceae* (*Fucophyceae*), *Euglenophyceae* and *Reckertia*. — Phycologia, 1982, vol. 21, N 4, p. 427—528. — *Mylnikov A. P.* Ultrastructure of a colourless amoeboid flagellate, *Cercomonas* sp. — Arch. Protistenk., 1986, Bd 131, Hf 3/4, S. 239—247. — *Olive L. S.* The mycetozoans. New York; London: Acad. Press, 1975. 293 p. — *Pienaar R. N.* Chrysophytes. — In: Phytoflagellates. New York etc.: Elsevier. N. Holl., 1980, p. 213—242. — *Pitelka D. R.* Basal bodies and root structure. — In: Cilia and flagella. London, New York: Acad. Press, 1974, p. 437—469. — *Schuster F. L., Pollack A.* Ultrastructure of *Cercomonas* sp., a free-living ameboid flagellate. — Arch. Protistenk., 1978, Bd 120, Hf 1/2, S. 206—212. — *Spiegel F. W.* Phylogenetic significance of the flagellar apparatus in protostelids (Eumycetozoa). — BioSystems, 1981, vol. 14, p. 491—499. — *Starmach K.* Flora slodcowodna Polski. Chrysophyta II. Warszawa; Krakow, 1980, T. 5. 775 p. — *Stewart K. D., Mattox K.* Phylogeny of phytoflagellates. — In: Phytoflagellates. New York etc.: Elsevier. N. Holl., 1980, p. 433—462. — *Swale E. M. F.* The fine structure of a species of amoebo-flagellate Pseudospora Cienk. — Arch. Mikrobiol., 1969, Bd 67, Hf 1, S. 71—90.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок Ярославской обл.

Получено 4 II 1985.

УДК 576.3 : 581.84.633.11

Бот. журн., т. 72, № 6

Л. И. Орел, И. Г. Шмараев

УЛЬТРАСТРУКТУРА ОБОЛОЧКИ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) ПОСЛЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

L. I. ORYOL, I. G. SHMARAEV. ULTRASTRUCTURE OF THE *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*) EMBRYO SAC WALL AFTER FERTILIZATION

При изучении зародышевого мешка пшеницы после оплодотворения отмечено формирование по всей внутренней поверхности его оболочки многочисленных выростов, или протуберанцев, а также множества микроинвагинаций плазмалеммы. Такие структуры, типичные для

так называемых передаточных клеток, значительно увеличивают площадь поверхности плазмалеммы, обеспечивая интенсивный транспорт метаболитов от деградирующих клеток нуцеллуса в зародышевый мешок. Отсутствие плазмодесм в оболочке зародышевого мешка свидетельствует о невозможности симпластического транспорта метаболитов. Рассматривается возможное участие аппарата Гольджи и гранулярного эндоплазматического ретикулума в формировании протуберанцев оболочки. Проводится аналогия между протуберанцами и так называемыми секреторными лунками и обосновывается возможная роль протуберанцев как своеобразных резервов полисахаридов, используемых при формировании оболочки зародышевого мешка пшеницы.

Как известно, непосредственно после двойного оплодотворения в зародышевом мешке пшеницы начинается деление первичной триплоидной клетки эндосперма и несколько позднее — зиготы. Формирование и развитие зародыша и в еще большей степени нуклеарного эндосперма, осуществляющего свою основную функцию, связанную с синтезом и накоплением запасных веществ, требуют значительных энергетических затрат. В связи с этим возникает вопрос: откуда и каким образом необходимые метаболиты поступают в зародышевый мешок, обеспечивая его жизнедеятельность? Ответ на этот вопрос тем более важен, что существует гипотеза об определенной изоляции гаметофита от спорофита у злаков, обусловленной тем, что вокруг зародышевого мешка, например, у кукурузы формируется толстая, лишенная плазмодесм и выростов оболочка, вероятно, препятствующая прохождению ассимилятов (Diboll, Larson, 1966).

Несмотря на важность данного вопроса, ультраструктура оболочки зародышевого мешка, а также ее роль в транспорте метаболитов никогда не были предметом отдельного исследования. В литературе имеются лишь фрагментарные сведения, касающиеся определенных аспектов развития этой оболочки у некоторых видов растений (Diboll, Larson, 1966; Newcomb, Steeves, 1971; Newcomb, 1973, 1978; Newcomb, Fowke, 1973; Schulz, Jensen, 1973, 1974, 1977; Morrison, O'Brien, 1976; Fineran et al., 1982; Шмараев, 1983а, б, и др.). Большинство авторов отмечает наличие выростов оболочки в той или иной области зародышевого мешка, однако функциональное значение этих структурных образований рассмотрено недостаточно подробно.

Использование в данной работе сочетания световой и электронной микроскопии позволило выявить ряд особенностей развития оболочки зародышевого мешка пшеницы, имеющих, по-видимому, функциональное значение.

Материал и методика

Растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. выращивали в открытом грунте и в условиях теплицы. Целые семяпочки темпорально фиксировали по общепринятой электронно-микроскопической методике в 4—5 %-м растворе глутаральдегида с постфиксацией в забуференном 1—2 %-м растворе четырехокиси осмия. При обезвоживании материал выдерживали ночь в насыщенном растворе уранилацетата в 70 %-м этаноле. Далее семяпочки заключали в эпоновые смолы и выдерживали там без полимеризации в течение 5—8 сут. Срезы для световой микроскопии (толщиной 1 мкм) окрашивали толуидиновым синим, срезы для электронной микроскопии — растворами уранилацетата и цитрата свинца. Для идентификации полисахаридов проводили окрашивание по ШИК и алциановым синим.

Результаты и обсуждение

В соответствии с нуклеарным типом развития первые деления ядер эндосперма *T. aestivum* не сопровождаются процессом цитокинеза, что приводит к формированию крупного ценоцита. Наряду с увеличением числа ядер происходит и нарастание общей массы цитоплазмы, в результате чего эндосперм занимает практически весь объем зародышевого мешка пшеницы и представляет собой тонкий цитоплазматический слой с ядрами, окружающий большую центральную вакуоль. Таким образом, цитоплазма эндосперма непосредственно примыкает к оболочке зародышевого мешка (см. таблицу, *1*). С внешней стороны зародышевый мешок окружают деградировавшие и деградирующие клетки нуцеллуса, причем чем ближе к зародышевому мешку располагаются нуцеллярные клетки, тем более выражены в них деструктивные процессы. В результате этого к оболочке зародышевого мешка с его внешней стороны примыкает бесструктурный слой, представленный либо аморфным веществом, либо остатками цитоплазмы, ядер и клеточных стенок нуцеллуса. Деградация нуцеллярной ткани обеспечивает, с одной стороны, пространственные условия для развивающегося и увеличивающегося в размерах зародышевого мешка, а с другой — освобождение метаболитов, которые, по-видимому, могут затем использоваться в процессе развития зародыша и эндосперма.

По нашим данным, оболочка зародышевого мешка пшеницы обладает значительной, хотя и не постоянной толщиной и, возможно, во всех своих участках лишена плазмодесм (см. таблицу, *1*). Она характеризуется относительно электронно-прозрачным матриксом, в котором просматриваются отдельные более электронно-плотные фибриллы, имеющие относительно упорядоченную ориентацию чаще всего параллельно поверхности оболочки (см. таблицу, *2—4*). Под световым микроскопом оболочка зародышевого мешка окрашивалась по ШИК и алциановым синим, что свидетельствовало о ее полисахаридной природе.

Важной структурной особенностью оболочки зародышевого мешка пшеницы являются выросты, или протуберанцы, формирующиеся на ее внутренней поверхности (см. таблицу, *2—4*). Эти выросты, обладающие значительной электронной плотностью по сравнению с ранее сформированной оболочкой, по своей периферии электронно-прозрачны. Они имеют извитые контуры, самые различные формы и размеры и порой значительно вдаются в цитоплазму эндосперма, почти достигая тонопласта центральной вакуоли. Плазмалемма эндоспермальной пленки, граничащая с выростами и покрывающая всю внутреннюю поверхность оболочки зародышевого мешка, образует также множество микроинвагинаций, хорошо различимых при большем увеличении (см. таблицу, *2—4*, стрелки). Наибольшего развития протуберанцы оболочки и микроинвагинации плазмалеммы достигают в халазальном районе зародышевого мешка, непосредственно примыкающем к проводящему пучку семяпочки. В этой зоне выросты оболочки образуют как бы непрерывную сеть, действительно напоминая протуберанцы. Морфология этих разветвленных выростов несколько иная: они более электронно-прозрачны по сравнению с одиночными выростами и часто содержат мелкие осмиофильные включения, обладающие умеренной плотностью (см. таблицу, *5*). О происхождении и функции этих включений определенных данных нет, однако можно предположить, что включения представляют собой остатки деградировавшей цитоплазмы эндосперма, участки которой были замурованы сильно развитыми и разветвленными протуберанцами. В зоне формирования выростов оболочки, как правило, встречаются короткие тяжи гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). В некоторых случаях были обнаружены непосредственные контакты мембраны ГЭР и плазмалеммы. Отмечено также некоторое увеличение количества цитоплазматических органелл, особенно митохондрий и диктиосом, вблизи выростов оболочки. Необходимо подчеркнуть, что протуберанцы встречаются по всей внутренней поверхности оболочки, однако их число несколько больше в микропилярном и особенно в халазальном районах зародышевого мешка. Протуберанцы оболочки были отмечены и до момента опыления, однако своего максимального развития они достигают на вторые сутки после опыления, когда в эндосперме начинается активный процесс клеткообразования. К исходу третьих суток, когда в эндосперме завершается формирование первых слоев клеток, протуберанцы полностью исчезают.

Инвагинации плазмалеммы и оболочки зародышевого мешка, значительно увеличивающие активную поверхность мембраны, по-видимому, являются структурами, которые обеспечивают усиленный транспорт метаболитов в зародыш и развивающуюся эндоспермальную ткань, поскольку увеличение поверхности абсорбции может значительно способствовать транспорту веществ, образующихся при деградации окружающих тканей нуцеллуса, через оболочку в зародышевый мешок, т. е. апопластическому транспорту метаболитов. Отсутствие плазмодесм в оболочке зародышевого мешка позволяет считать, что через нее не осуществляется симпластический транспорт метаболитов.

Аналогичное представление о функциональной роли выростов было известно (Newcomb, 1973; Schulz, Jensen, 1974, 1977, и др.). Однако развитие выростов отмечалось в упомянутых работах только в микропилярной области зародышевого мешка в отличие от наших данных о формировании протуберанцев по всей его поверхности.

Организация оболочки зародышевого мешка, по мнению этих авторов (наши данные по пшенице также подтверждают это), сходна с организацией стенок у так называемых передаточных клеток (transfer cells), основная функция которых заключается в передаче метаболитов (Gunning, Pate, 1969; Pate, Gunning, 1972). По нашим данным, передаточная функция выростов оболочки зародышевого мешка пшеницы косвенно подтверждается тем, что их максимальное развитие приурочено к начальному периоду формирования зародыша и эндосперма, в частности к началу процесса клеткообразования в эндосперме, что, естественно, требует больших энергетических затрат и, следовательно, большого притока метаболитов. С другой стороны, скопление цитоплазматических органелл, особенно митохондрий, вблизи выростов оболочки обусловлено, по-видимому, необходимостью энергетического обеспечения апопластического транспорта метаболитов, что также подтверждает активную роль протуберанцев в этом процессе.

Вызывает некоторое удивление тот факт, что исчезновение выростов оболочки происходит на третьи сутки после опыления, т. е. тогда, когда в зародышевом мешке продолжаются процессы формирования зародыша и клеткообразования в эндосперме и когда эндосперм приступает к синтезу и накоплению запасных веществ, что, естественно, требует больших поступлений метаболитов. Однако все объясняется тем, что к данному времени практически заканчивается деградация клеток нуцеллуса (зародышевый мешок пшеницы на третьи сутки после опыления окружен лишь слоем эпидермы нуцеллуса, который сохраняется почти до физиологической зрелости зерновки) и, следовательно, приток метаболитов в зародышевый мешок от нуцеллярной ткани резко сокращается. Более сильное развитие протуберанцев оболочки в халазальной области зародышевого мешка, а также более длительное время их существования объясняются их корреляцией с притоком метаболитов от проводящего пучка семяпочки, который продолжает играть основную роль в питании зародышевого мешка.

В процессе формирования протуберанцев оболочки зародышевого мешка пшеницы, по-видимому, принимают участие многочисленные комплексы Гольджи, которые, судя по их морфологии, достаточно активны. Диктиосомы отчленяют множество пузырьков самых различных размеров, которые в большом количестве встречаются в зоне формирования протуберанцев. В ряде случаев отмечался контакт этих везикул и плазмалеммы (см. таблицу, *6*).

С другой стороны, в зоне формирования протуберанцев встречаются отдельные короткие цистерны ГЭР, которые в свою очередь также отшнуровывают везикулы. В ряде случаев был отмечен контакт цистерн ГЭР и плазмалеммы (см. таблицу, *6*, *7*).

Таким образом, на основании полученных данных и в соответствии со сложившимися представлениями о формировании клеточной оболочки можно предположить, что в формировании протуберанцев оболочки зародышевого мешка пшеницы основную роль играют комплексы Гольджи, поставляющие полисахариды в формирующуюся оболочку и наращивающие плазмалемму, в то время как ГЭР производит пузырьки, поставляющие, по-видимому, ферменты, необходимые для данного синтеза.

Морфология протуберанцев оболочки зародышевого мешка пшеницы часто сходна с морфологией так называемых секреторных лунок, появляющихся в клетках при активном формировании клеточных оболочек. Эти секреторные лунки представляют собой крупные инвагинации плазмалеммы, заполненные электронно-плотным содержимым, и рассматриваются как места активной секреторной деятельности плазмалеммы, производящие вещества клеточной стенки (Roland, Sandoz, 1969; Roland, Vian, 1974; Данилова, Бармичева, 1977).

Окраска исследованного материала по ШИК и алциановым синим свидетельствует о полисахаридной природе протуберанцев оболочки зародышевого мешка пшеницы. Этот факт, а также их морфологическое сходство с секреторными лунками позволяют предположить, что протуберанцы являются еще и местами накопления полисахаридов.

Как известно, первые деления ядер нуклеарного эндосперма пшеницы не сопровождаются заложением клеточных пластинок между сестринскими ядрами. Однако в это же время в цитоплазме эндосперма отмечается большое число активных диктиосом, основная функция которых в данный момент эндоспермогенеза, по-видимому, заключается в синтезе веществ, необходимых для формирования клеточных стенок (Шмараев, 1983б). Таким образом, можно предположить, что в нуклеарном эндосперме пшеницы происходит перераспределение полисахаридного материала, который, не будучи использованным при формировании клеточных пластинок непосредственно после кариокинеза, может поступать в оболочку зародышевого мешка, а именно в ее протуберанцы, откладываясь там в виде своеобразного резерва полисахаридов. Это предположение косвенно подтверждается тем, что протуберанцы оболочки достигают своего максимального развития именно тогда (первые-вторые сутки после опыления), когда в эндосперме пшеницы происходят многочисленные деления ядер, не сопровождающиеся цитокинезом. В дальнейшем, при увеличении объема зародышевого мешка, т. е. при росте его оболочки растяжением, полисахаридный материал, заполняющий протуберанцы, равномерно распределяется по внутренней поверхности оболочки, принимая участие в ее формировании. Однако для более уверенного ответа на вопросы о происхождении и роли протуберанцев оболочки зародышевого мешка пшеницы необходимы дополнительные исследования с привлечением методов цитохимии и авторадиографии.

Таким образом, на основании вышеизложенного можно заключить, что протуберанцы оболочки зародышевого мешка пшеницы представляют собой временные образования, играющие важную роль в обеспечении его развития, в частности при формировании зародыша и эндосперма во время его нуклеарной фазы. Функция протуберанцев заключается в увеличении поверхности плазмалеммы при осуществлении апопластического транспорта метаболитов от окружающих клеток нуцеллуса и вегетативных частей растения к развивающимся зародышу и эндосперму, а возможно, и в том, что они служат своеобразными резервными источниками полисахаридов, которые могут быть использованы в процессе роста оболочки зародышевого мешка растяжением.

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф., Бармичева Е. М. О возможном участии эндоплазматического ретикулума в формировании клеточной оболочки растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst. (сем. *Hydrocharitaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 173—178. — *Шмараев И. Г.* Цитология эндосперма зерновки пшеницы *Triticum aestivum* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983а, 18 с. — *Шмараев И. Г.* Ультраструктурное изучение начальных этапов развития эндосперма *Triticum aestivum* L. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1983б, т. 74, с. 15—21. — *Diboll A. G., Larson D. A.* An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 4, p. 391—402. — *Fineran B. A., Wild D. J. C., Ingerfeld M.* Initial wall formation in the endosperm of wheat *Triticum aestivum*: a reevaluation. — Can. J. Bot., 1982, vol. 60, N 9, p. 1776—1795. — *Gunning B. E. S., Pate J. S.* «Transfer cells» — plant cell with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes. Their occurrence, structure and development. — Protoplasma, 1969, vol. 68, N 1—2, p. 107—133. — *Morrison I. N., O'Brien T. P.* Cytokinesis in the developing wheat grain. Division with and without a phragmoplast. — Planta, 1976, vol. 130, N 1, p. 57—67. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. — Can. J. Bot., 1973, vol. 51, N 5, p. 879—890. — *Newcomb W.* The development of cells in the coenocytic endosperm of the African blood lily *Haemanthus katherinae*. — Can. J. Bot., 1978, vol. 56, N 5, p. 483—501. — *Newcomb W., Steeves T. A.* *Helianthus annuus* embryogenesis: embryo sac wall projection before and after fertilization. — Bot. Gaz., 1971, vol. 132, N 4, p. 367—371. — *Newcomb W., Fowke L. C.* The fine structure of the change from the free-nuclear to cellular condition in the endosperm of chickweed *Stellaria media*. — Bot. Gaz., 1973, vol. 134, N 3, p. 236—241. — *Pate J. S., Gunning B. E. S.* Transfer cells. — An. Rev. Plant Physiol., 1972, vol. 23, p. 173—196. — *Roland J.-C., Sandoz D.* Détection cytochimique des sites de formation de polysaccharides prémembranaires dans les cellules végétales. — J. Microsc., 1969, vol. 8, N 2, p. 263—268. — *Roland J.-C., Vian B.* Précisions sur la localisation et les caractéres ultrastructuraux de polysaccharides acides dans les cellules végétales. — C. R. Acad. Sci., Paris, 1974, vol. 271, N 6, p. 572. — *Schulz P., Jensen W. A.* *Capsella* embryogenesis: the central cell. — J. Cell Sci., 1973, vol. 12, N 3, p. 741—763. — *Schulz P., Jensen W. A.* *Capsella* embryogenesis: the development of the free nuclear endosperm. — Protoplasma, 1974, vol. 80, N 1—3, p. 183—205. — *Schulz P., Jensen W. A.* Cotton embryogenesis: the early development of the free nuclear endosperm. — Amer. J. Bot., 1977, vol. 64, N 4, p. 384—394.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 23 V 1986.

УДК 581.331.2(7) Бот. журн., т. 72, № 6

В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ВИДОВ РОДА *CALOCHORTUS* (*CALOCHORTACEAE*)

V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY IN SPECIES OF THE GENUS *CALOCHORTUS* (*CALOCHORTACEAE*)

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцы 27 видов рода *Calochortus*. Большинство видов обладают дистально-1-бороздными (моносулькатными) пыльцевыми зернами. Пыльцевые зерна *C. kennedyi* имеют слитнобороздные апертуры. У *C. macrocarpus* обнаружены как 2-поровые, так и дистально-1-бороздные пыльцевые зерна. Выявлено 4 типа скульптуры экзины: сетчатая, струйчатая, ямчатая, ямчато-бугорчатая. Эктэкзина всех изученных видов тектатная. Полученные данные лишь частично согласуются с подсекционным делением рода, предложенным M. Ownbey (1940).

В роде *Calochortus* насчитывается около 60 видов, распространенных на территории Северной Америки; наибольшее число видов произрастает в Калифорнии. Род *Calochortus* по ряду морфологических признаков близок к родам *Fritillaria* и *Tulipa*, на основании этого его включали в подсем. *Lilioideae* сем. *Liliaceae* (Krause, 1930) либо выделяли внутри этого подсемейства в самостоятельную трибу *Calochorteae* (Melchior, 1964), или рассматривали в составе трибы *Tulipeae* (Hutchinson, 1973). Результаты, полученные при изучении чисел хромосом (Newton, 1926; Beal, 1939; Cave, 1970), морфологии плодов и семян (Buxbaum, 1958), анатомии и эмбриологии (Schnarf, 1949; Berg, 1960; Huber, 1969), указывают на обособленное положение этого рода среди представителей сем. *Liliaceae* s. l.

В настоящее время восстановлено описанное ранее (Dumortier, 1829) монотипное сем. *Calochortaceae* Dumort. (Тахтаджян, 1982, Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985; Takhtajan, 1986).

Монографическая обработка рода *Calochortus* была представлена M. Ownbey (1940), который внутри рода выделил 3 секции и 12 подсекций. Имеющиеся литературные данные по палиноморфологии видов рода *Calochortus* очень незначительны и получены только с использованием светового микроскопа (Erdtman, 1966; Radulescu, 1972—1973; Schulze, 1980).

В настоящей работе предпринято сравнительное изучение пыльцевых зерен этого рода в более полном объеме с помощью светового (NF) и сканирующего электронного (JEOL JSM-35C) микроскопов. Работа выполнена по гербарному материалу коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Всего исследовано 27 видов из 3 секций и 11 подсекций. Препараты для СМ приготовлены по стандартной методике (Erdtman, 1943). В СЭМ исследованы неацетолизированные пыльцевые зерна. Сколы выполнены через ацетолизированные пыльцевые зерна с помощью замораживающего микротома. Результаты, полученные при исследовании морфологии пыльцы, представлены в таблице.

Пыльцевые зерна большинства изученных видов рода *Calochortus* дистально-1-бороздные (моносулькатные), билатерально-симметричные, нередко лодочковидные; в очертании с полюса широкоэллиптические; более овальную или почти сфероидальную форму имеют пыльцевые зерна *C. kennedyi* (табл. III, *1*, *3—5*); среднего размера (большинство видов) или крупные (наибольший размер среди 1-бороздных у пыльцевых зерен *C. concolor* — 30.4—40.3×61.4—65.4×40.3—48.0 мкм). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна (большинство видов — табл. I, *1*, *4*) или концы борозды незначительно заходят на проксимальную сторону (*C. monophyllus*, *C. macrocarpus*, *C. concolor* — табл. II, *7*; *C. fuscus*), шириной от 1.0 до 2.5 мкм, иногда щелевидная (*C. barbatus*, *C. plummerae*) или более значительной ширины (до 5.0 мкм — *C. nudas*). Край борозды неровный, реже рваный или волнистый (*C. kennedyi* — табл. III, *2*). Строение края борозды зависит от толщины и скульптуры экзины; как правило, рваный край обнаружен у пыльцевых зерен с наиболее тонкой эктэкзиной и ямчатой или ямчато-бугорчатой скульптурой.

Пыльцевые зерна *C. kennedyi* значительно отличаются от всех остальных изученных видов рода *Calochortus* наличием своеобразных, слитнобороздных апертур (табл. III, *1*, *3—5*). У пыльцевых зерен *C. macrocarpus* обнаружены, как правило, 2 крупные (диам. 34.5—44.1 мкм) поры, располагающиеся на концах пыльцевого зерна; значительно реже в одних и тех же образцах наряду с поровыми встречаются 1-бороздные пыльцевые зерна, концы борозды нередко заходят на проксимальную сторону.

Экзина толщиной 1.0—2.0 мкм; эктэкзина столбиковая, тектатная, хорошо выражены подстилающий слой, столбики и головки столбиков (табл. III, *8*). В зависимости от размера, формы и расположения головок столбиков относительно друг друга выделяются несколько типов скульптуры экзины: струйчатая, ямчатая, ямчато-бугорчатая и сетчатая. Наиболее выразительной и рельефной является струйчатая поверхность (табл. I, *3*, *6*; III, *7*). Струйки длиной 1.0—3.0 мкм, шириной 0.2—0.4 мкм, однорядные. Между струек находятся мелкие, неглубокие ямки диаметром 0.1—0.4 мкм (табл. I, *6*). Наиболее сглаженной с наименьшими по размеру ямками (0.1—0.3 мкм), расположенными на расстоянии 0.2—0.8 мкм друг от друга, является ямчатая скульптура экзины (табл. I, *7*, *8*). Ямчато-бугорчатая скульптура практически не отличается от ямчатой по размеру ямок, но участки поверхности между ямками возвышаются в виде бугорков размером 0.3—0.6 мкм (табл. II, *3*). Для сетчатой экзины характерны более крупные ячеи (0.4—1.5 мкм), окруженные сплошными стенками, толщиной 0.4—0.8 мкм (табл. II, *4*, *6*; III, *6*). Среди изученных видов рода *Calochortus* наименьшее число их характеризуется сетчатой скульптурой экзины, причем наиболее крупной сеткой со сплошными стенками ячей и бугорчатой поверхностью внутри ячей обладают пыльцевые зерна *C. kennedyi* (табл. III, *6*).

Полученные данные по морфологии пыльцевых зерен не согласуются с секционным и частично с подсекционным делением рода, сделанным M. Ownbey (1940) на основе других морфологических признаков.

Наиболее естественной и гомогенной является подсекция *Pulchelli*. Изученные из этой таксономической группы виды *C. pulchellus*, *C. albus*, *C. amabilis* (всего в подсекции 4 вида) обладают наиболее мелкими внутри рода 1-бороздными пыльцевыми зернами со струйчатой скульптурой экзины. Близки по строению оболочки пыльцевого зерна виды *C. nudas* и *C. uniflorus*, относящиеся к подсекции *Nudi*, обладающие ямчатой экзиной и отличающиеся друг от друга только по ширине борозды. Практически не различаются по морфологии пыльцы виды *C. longebarbatus* и *C. nitidus* подсекции *Nitidi* (всего в подсекции 7 видов). *C. macrocarpus*, выделенный в самостоятельную монотипную подсекцию *Macrocarpi*, значительно отличается от остальных изученных видов рода *Calochortus* наличием, как правило, 2-поровых и реже 1-бороздных пыльцевых зерен. Кроме того, пыльцевые зерна *C. macrocarpus* являются одними из наиболее крупных среди остальных изученных видов рода и характеризуются ямчатой скульптурой экзины.

Гетерогенными по строению апертур и скульптуре экзины являются подсекции *Eleganti*, *Venusti*, *Barbati*, *Nuttalliani*. Пыльцевые зерна *C. kennedyi*, включаемого в подсекцию *Nuttalliani*, обладают редким для пыльцы однодольных слитнобороздным типом апертур и типичной для большой группы родов сем. *Liliaceae* s. l. сетчатой скульптурой экзины.

Таким образом, если охарактеризовать палинологически род *Calochortus*, то следует подчеркнуть, что пыльцевые зерна в большинстве случаев среднего размера, дистально-1-бороздные, с длинными сравнительно узкими бороздами, нередко с закругленными и заходящими на проксимальную сторону концами борозд. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Скульптура ямчатая, ямчато-бугорчатая, сетчатая и струйчатая. Мембрана борозды бугорчатая; бугорки представляют собой в разной степени выраженные и по-разному расположенные элементы эктэкзины.

В настоящее время не представляется возможным провести сравнение рода *Calochortus* с родами *Tulipa*, *Gagea*, *Fritillaria* и установить степень сходства между ними по признакам строения оболочки пыльцевого зерна, так как указанные роды палиноморфологически изучены далеко не в полном объеме и имеющи-

Вид	Тип апертур	Размер пыльцевых зерен	Бороз		
			ширина	длина	край
Sect. *Eucalochortus* Lem. **I. Subsect. *Pulchelli* Ownbey**					
C. pulchellus Dougl.	Дистально-1-бороздный	17.2—19.2×34.5—42.2×19.2—23.0	2.5	До концов пыльцевого зерна	Неровный
C. albus Dougl.	То же	15.5—17.2×26.8—28.8×15.5—17.2	1.0	То же	То же
C. amabilis Pardy	»	13.9—17.2×26.8—28.8×15.5—17.2	1.5	»	»
II. Subsect. *Eleganti* Ownbey					
C. tolmiei Hook. et Arn.	»	21.7—32.6×44.1—59.5×23.0—36.4	2.0	»	»
C. monophyllus Lem.	»	17.2—19.2×24.8—38.4×17.2—23.0	2.5	Концы борозды заходят на проксимальную сторону	Рваный
C. apiculatus Baker	»	26.8—28.8×44.1—53.7×30.7—38.4	2.5	До концов пыльцевого зерна	»
C. elegans Pursh.	»	18.6—19.2×32.6—38.4×18.6—19.2	1.5	То же	Неровный
III. Subsect. *Nudi* Ownbey					
C. uniflorus Hook. et Arn.	»	23.0—24.9×38.4—46.0×24.9—28.8	1.0	»	То же
C. nudas Wats.	»	21.1—23.0×32.6—42.2×24.9—26.8	5.0	»	»
IV. Subsect. *Nitidi* Ownbey					
C. longebarbatus Wats.	»	19.2—23.0×38.4—44.1×21.7—23.0	1.5	»	»
C. nitidus Dougl.	»	19.2—21.1×38.4—42.2×19.2—21.1	1.5	»	»
Sect. *Mariposa* Wood. V. Subsect. *Venusti* Ownbey					
C. catalinae Wats.	»	27.9—28.8×48.0—56.6×28.8—30.7	2.5	»	»
C. dunnii Purdy	»	23.0—24.9×44.1—46.0×23.0—24.9	2.0	»	»
C. palmeri Wats.	»	34.5—38.4×51.8—57.6×40.3—42.2	1.0	»	»

пыльцевых зерен видов рода *Calochortus*

да	Экзина		Размер элементов скульптуры экзины, мкм				Исследованные образцы
скульптура мембраны	толщина	скульптура	размер ячей	толщина стенок ячей	толщина струй	длина струй	
Бугорчатая	1.5	Струйчатая	0.2—0.4	—	0.3—0.4	1.0—2.0	California, Nevada County, 1868, Tiling s. n.
»	1.3	»	0.1—0.2	—	0.2—0.3	1.0—2.0	California, Monterey County, 1903, A. A. Heller 6728; California, Berry Canyon, 1902, A. A. Heller, H. E. Brown 5484:
Рассеянно-бугорчатая	1.5	»	0.1—0.3	—	0.2—0.3	1.0—1.5	California, Sonoma County, 1902, A. A. Heller, H. E. Brown 5339
То же	2.0	»	0.1—0.3	—	0.2—0.4	1.0—3.0	California, Humboldt County, 1917, J. P. Tracy 4813; California, Sonoma County, 1902, A. A. Heller, H. E. Brown s. n.; Oregon, Josephine County, 1934, Lewis S. Rose 34163
Крупнобугорчатая	1.5	»	0.1—0.2	—	0.2—0.3	1.0—2.0	California, Butte County, 1915, B. O. Clark 213; California, near Paradise, 1915, B. O. Clark s. n.
Бугорчатая	1.3	»	0.1—0.2	—	0.3—0.4	1.0—2.0	Montana, Missoula County, 1955, A. Cronquist 7868; Montana, 1960, Bernard Boivin 13600
Рассеянно-бугорчатая	1.5	Ямчатая	0.1—0.2	0.3—0.6	—	—	Pacific Coast Mount Hood, 1881, T. J. Howell s. n.
То же	1.3	»	0.1—0.3	0.2—0.6	—	—	California, Naha County, 1903, coll. n. 1979; S. Oregon, Canyonville, 1881, T. J. Howell s. n.
»	1.5	»	0.1—0.2	0.4—0.8	—	—	California, Tonesville, Butte County, 1929, coll. n. 353
»	1.3	Ямчато-бугорчатая	0.1—0.2	0.3—0.4	—	—	Idaho, Nez perces County, 1896, A. A. Heller, E. G. Heller 8397; Washington, Falcon Valley, 1885, W. N. Ruksdorf s. n.
»	1.3	То же	0.1—0.2	0.3—0.4	—	—	Oregon, 1953, coll. n. 7505
»	1.3	»	0.1—0.2	0.2—0.3	—	—	California, Santa Monica Mountains, 1930, C. Epling, L.. Ellipson s. n.
»	1.5	»	0.1—0.2	0.4—0.6	—	—	California, San Diego County, 1903, L. Abrams 3810
»	1.5	»	0.1—0.2	0.3—0.6	—	—	Arizona, Santa Rita Mountains, 1884, C. G. Pringle s. n.

Вид	Тип апертур	Размер пыльцевых зерен	Бороз		
			ширина	длина	край
C. splendens Dougl.	Дистально-1-бороздный	21.1—24.9×49.9—53.7×23.0—26.8	2.5	До концов пыльцевого зерна	Неровный
C. luteus Dougl.	**То же**	**23.0—24.9×38.4—48.0×26.8—28.8**	1.5	То же	То же
***C. leichtlinii* I. D. Hook.**	**»**	28.8—32.6×48.8—64.4×32.6—38.4	2.5	»	»
VI. Subsect. *Macrocarpi* Ownbey					
C. macrocarpus Dougl.	**2-поровый** **Дистально-1-бороздный**	**44.1—48.0×55.6—61.4×44.1—48.0**	Ø пор 34.5—44.1 1.5	**Концы борозды заходят на проксимальную сторону**	**Рваный**
VII. Subsect. ***Nuttalliani*** Ownbey					
C. nuttallii Torr.	**Дистально-1-бороздный**	**28.8—30.7×55.6—61.4×28.8—30.7**	1.5	**До концов пыльцевого зерна**	То же
C. concolor Baker	То же	**30.7—40.3×61.4—65.4×40.3—48.0**	2.0	**Концы борозды заходят на проксимальную сторону**	**Неровный**
C. kennedyi **Port.**	**Слитнобороздный**	**40.3—42.2×48.0—53.6×40.3—44.1**	2.5	—	**То же**
VIII. Subsect. ***Gunnisoniani*** Ownbey					
C. gunnisoni Wats.	**Дистально-1-бороздный**	**28.8—34.5×48.0—61.7×34.5—38.4**	2.5	**До концов пыльцевого зерна**	»
Sect. ***Cyclobotha*** **(D. Don.)** Sweet					
IX. Subsect. *Weediani* Ownbey					
C. plummerae Greene	То же	24.9—26.8×49.9—59.5×21.8—28.8	**Щелевидные**	То же	»
X. Subsect. ***Ghiesbreghtiani*** Ownbey					
C. venustulus Greene	»	28.8—32.6×46.0—61.4×26.8—32.6	2.5	»	**Рваный**
XI. Subsect. *Barbati* Ownbey					
C. barbatus (H. B. K.) Point.	»	23.0—30.7×36.4—51.8×30.7—34.5	**Щелевидные**	»	»
C. pringlei Robins	»	24.9—30.7×44.9—55.6×26.8—36.4	2.5	**Концы борозды заходят на проксимальную сторону**	**Неровный**
C. fuscus Schult. f.	»	21.1—26.8×40.3—49.9×23.0—32.6	2.5	**То же**	**То же**

Примечание. Все размеры даны в микронах (мкм).

еся в литературе сведения получены только с использованием светового микроскопа. Разрешающая способность светового микроскопа не позволяет в деталях описать такие важные морфологические признаки, как скульптура экзины и бороздной мембраны.

Продолжение

да	Экзина		Размер элементов скульптуры экзины, мкм				Исследованные образцы
скульптура мембраны	толщина	скульптура	размер ячей	толщина стенок ячей	толщина струй	длина струй	
Рассеянно-бугорчатая	1.5	Струйчатая	0.1	—	0.3—0.4	1.0—1.5	California, San Diego County, 1903, L. Abrams, 3817; California, San Bernandino, 1882, S. B. et W. F. Parish 358
То же	1.0	Ямчато-бугорчатая	0.1—0.2	0.3—0.4	—	—	California, Santa Clara County, 1901, A. A. Heller 7387; California, San Diego County, 1875, Edward Palmer 378
»	1.3	Ямчатая	0.1—0.3	0.2—0.4	—	—	California, Nevada County, 1903, A. A. Heller 7062
»	1.5	То же	0.1—0.3	0.2—0.4	—	—	Oregon, 4 ml W of Redmond, 1953, A. Cronquist 7528; Washington, 1882, W. N. Suksdorf s. n.
»	1.3	»	0.1—0.3	0.2—0.3	—	—	California, Nevada County, 1881, E. Tones 2418
»	1.5	Сетчатая	0.4—1.0	0.4—0.6	—	—	California, San Diego County, 1903, L. R. Abrams 3682
Рассеянно-бугорчатая	2.0	»	1.0—1.5	0.4—0.5	—	—	California, San Bernandino County, 1935, J. W. et C. B. Clokey 6993
То же	1.3	Ямчато-бугорчатая	0.1—0.2	0.3—0.6	—	—	Colorado, 1878, M. E. Tones 249; Colorado, Gunnison County, 1960, C. Chaney s. n.
»	1.0	То же	0.1—0.2	0.3—0.6	—	—	California, Los Angeles, County, 1929, I. W. Clokey, B. Templeton 4579
Крупнобугорчатая	1.5	Струйчатая	0.1—0.2	—	0.2—0.3	1.0—2.0	Mexico, 5 km S of Temascaltepes, 1965, Kath Roë 1711; Amador County, 1895, Geo Hansen 590
Бугорчатая	1.5	Ямчатая	0.2—0.3	0.3—0.6	—	—	Mexica, state Chihuahua, 1885, C. G. Pringle 328
»	1.5	Сетчатая	0.4—1.0	0.4—0.8	—	—	Mexica, state Morelos, 1909, C. G. Pringle 8435
Гладкая	2.0	»	0.4—0.5	0.4—0.6	—	—	Mexica, Luvianos, 1965, Keith Roë 1644

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. Калохортовые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. / Ред. А. Л. Тахтаджян. М.: Просвещение. 1982, с. 69—70. — *Beal J. M.* Cytological studies in relation to the classification of the genus *Calochortus.* — Bot. Gaz., 1939, N 100, p. 528—547. — *Berg R. Y.*

Ovary, ovule and endosperm of *Calochortus amabilis*. With notes on the taxonomic position of *Calochortus*. — Nyt. Mag. Bot., 1960, vol. 8, p. 189—206. — *Buxbaum F.* Der morphologische Typus und die systematische Stellung der Gattung *Calochortus*. — Beitr. Biol. Pflanz., 1958, Bd 34, Hf 3, S. 405—452. — *Cave M. S.* Cromosome of the California *Liliaceae*. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1970, vol. 57, p. 1—58. — *Dahlgren R. M. T.*, *Clifford H. T.* The monocotyledons. A comparative study. London; New York: Acad. Press, 1982. 378 p. — *Dahlgren R. M. T.*, *Clifford H. T.*, *Yeo P. F.* The families of the monocotyledons. Berlin etc., 1985. 520 p. — *Dumortier B. C.* Analyse des families des plantes. Tournay: Castermanaine. 1829. 104 p. — Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Uppsala : Waltham, Mass., 1943. 239 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. New York; London: Hafner Publ. Company, 1966. 553 p. — *Huber H.* Die Samenmerkmale der Pflanzen und Verwandschaftsverhältnisse der Liliifloren. — Mitt. Bot. Staats. München, 1969. Bd 8, S. 218—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. Oxford: Third, 1973. 968 p. — *Krause K. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig.: Engelmann, 1930, Bd 15A. 707 S. — *Melchior H. Liliaceae* — In: Engler's A. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin: Nikolassee, 1964, Bd II, S. 513—524. — *Newton W. C. F.* Cromosome studies in *Tulipa* and some related genera. — J. Linn. Soc. Lond. Bot., 1926, vol. 47, p. 339—354. — *Ownbey M. A.* A monograph of the genus *Calochortus*. — An. Miss. Bot. Gard., 1940, vol. 27, N 4, p. 371—560. — *Radulescu D.* Recherches morphopalinologiques sur la famille *Liliaceae*. — Acta Bot. Hort. Buc., 1972—1973, p. 133—248. — *Schnarf K.* Der Umfang der *Lilioideae* im natürlichen System. — Österr. Bot. Zeitsch., 1949, Bd 95, Hf 2, S. 257—269. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliefloren. VI. Der Umfang der *Liliaceae*. — Wis. Ztschr. Friedrich-Schiller Univ. Jena. Math.-Nat. R., 1980, Bd 29, Hf 4, S. 607—636. — *Takhtajan A. L.* Floristic regions of the World. Univ. California Press, 1986. 522 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 VIII 1986.

УДК 581.49 : 582.734

Бот. журн., т. 72, № 6

Т. Я. Мякушко, А. Ф. Ильинская

ТРИХОМЫ У ВИДОВ РОДА *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) ФЛОРЫ УКРАИНЫ

T. Ya. MYAKUSHKO, A. Ph. ILYINSKAYA. TRICHOMES IN SPECIES OF THE GENUS *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) OF THE UKRAINIAN FLORA

Установлены 10 типов трихом, как простых, так и железистых, которые в различных комбинациях образуют разные типы опушения. Отдельные типы трихом и различные их сочетания характеризуют не только виды, но и их группы, что позволяет использовать опушение как дополнительный диагностический признак прежде всего на уровне секций и циклов близких видов.

В систематике многих таксонов структура и распределение трихом имеют важное диагностическое значение (Solereder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1950; Inamdar, Ganuandhara, 1977; Theobald et al., 1979, и др.). Если густота опушения в значительной степени может варьировать в зависимости от фазы развития растения или экологических условий его произрастания, то форма волосков обусловлена генетически и мало подвержена влиянию окружающей среды, поэтому является достаточно надежным таксономическим признаком (Napp-Zinn, Eble, 1980). Причем таксономическое значение имеет не только морфологическое разнообразие волосков, но и количественное соотношение их различных типов.

На разнообразие характера опушения у представителей рода *Potentilla* указывали многие авторы, в том числе и монограф рода Th. Wolf (Шмальгаузен, 1895; Wolf, 1908; Юзепчук, 1941; Szafer, Pawlowski, 1955; Gusuleac, 1956; Станков, 1960, и др.). В этих работах признак опушения чаще всего использовался наряду с другими морфологическими признаками для диагностики таких внутриродовых подразделений, как, например, секции *Rectae*, *Argenteae*, цикл *Cinereae* в секции *Aureae* и т. д. Однако специальных исследований опушения у представителей рода не проводилось. Целью нашей работы явилось изучение особенностей опушения видов рода *Potentilla* флоры Украины.

Материал и методика исследования

Трихомы изучали на верхней и нижней сторонах стеблевых и прикорневых листьев и чашелистиков. Исследовали гербарные образцы, собранные на территории Украины и в других регионах страны, а также полученные из зарубежных гербариев. Предпочтение отдавалось аутентикам, изданным образцам и образцам из locus classicus. Был изучен материал по 34 видам рода. По каждому виду исследовали от 3—5 до 10—12 образцов из различных местообитаний. Число отобранных образцов определялось степенью внутривидовой изменчивости, а также характером распространения вида на территории Украины. Препараты готовили по общепринятой методике (Фурст, 1979; Никитин, Панкова, 1982) с некоторыми модификациями, обусловленными характером объектов исследования. Листья и чашелистики размачивали в смеси, приготовленной из равных объемов глицерина, алкоголя и дистиллированной воды, просветляли и мацерировали в 1.5—2 %-м растворе едкого натра; при этом вначале в течение нескольких дней образцы выдерживали в растворе едкого натра, затем подогревали до кипения, а после остывания тщательно промывали в дистиллированной воде и готовили временные глицериновые препараты. Для большей контрастности препараты окрашивали суданом III или слабым раствором сафранина. Исследование и фотографирование проводили на микроскопе МБИ-15.

Результаты исследования

У изученных лапчаток обнаружены 6 типов простых и 4 типа железистых трихом (см. таблицу).

Простые трихомы представлены шиповидными, шиловидными, игловидными, нитевидными, розеточными (пучковыми) и курчавыми (извилистыми) волосками. Шиповидные волоски самые мелкие, около 0.1 мм, обычно конически расширенные к основанию, где хорошо заметна полость клетки. Их клеточные оболочки сильно утолщенные (рис. 1, *1*). Располагаются шиповидные волоски чаще всего по краю листьев и чашелистиков и реже — по их поверхности. Шиловидные волоски очень похожи по форме на шиповидные, отличаются от них только большей длиной (до 0.2—0.3 мм) и меньшей толщиной клеточной оболочки (рис. 1, *2*). Они обычно торчащие и у некоторых видов многочисленные как на листьях, так и на чашелистиках. Игловидные трихомы (рис. 1, *3*) принципиально не отличаются от двух предыдущих типов, однако их длина достигает 1—1.2 мм, а расположение и толщина варьируют у различных видов; у некоторых игловидные волоски изогнуты или прижаты к поверхности листьев или чашелистиков. Располагаются игловидные волоски чаще на обеих поверхностях, реже — только на верхней стороне листьев и чашелистиков. Нитевидные волоски самые длинные, до 3—5 мм, чаще они слегка изогнутые, реже — прямые и прижатые к поверхности (рис. 1, *4*). Клеточные стенки нитевидных волосков менее утолщенные, чем у предыдущих типов трихом, полость клетки хорошо прослеживается по всей длине волоска. Прямые и прижатые нитевидные волоски располагаются обычно на нижней стороне листьев и чашелистиков, а изогнутые — как на нижней, так и на верхней сторонах. Курчавые (или извилистые) волоски отличаются от нитевидных еще более тонкими клеточными оболочками (рис. 1, *5*). Располагаются они на нижней поверхности, образуя чаще всего густой и плотный войлок. Розеточные трихомы состоят из нескольких одноклеточных волосков, расположенных в виде розетки (рис. 1, *6*). Каждый волосок имеет мелкобугорчатую поверхность. Обычно розеточные трихомы состоят из одного иногда очень крупного и вверх направленного волоска и более мелких боковых, радиально расходящихся от центрального. Число боковых «лучей» варьирует у различных видов. Так, у некоторых представителей секции *Argenteae* розеточные трихомы включают всего 2—4 боковых «луча», а у *P. arenaria* их больше 10. Розеточные трихомы располагаются рассеянно по обеим поверхностям листьев и чашелистиков или же достаточно густо, входя в состав рыхлого войлока. В последнем случае их лучи очень длинные и извилистые.[1]

---

[1] В книге C. R. Metcalfe и L. Chalk (1979) подобные волоски рассматриваются в группе звездчатых трихом, понимаемой авторами довольно широко и объединяющей все типы трихом с боковыми радиальными ответвлениями — «лучами».

Типы трихом у видов рода *Potentilla* флоры Украины

Таксон	Простые волоски						Железистые трихомы			
								железки		
	шиповидные	шиловидные	игловидные	нитевидные	розеточные	курчавые	волоски	с одноклеточной головкой	с 2—4-клеточной головкой	с многоклеточной головкой
Subgen. *Closterostyles*										
Sect. *Rupestres*										
Potentilla geoides Bieb.		0/1	1/3				4/4	2/0	1/0	0/1
P. jailae Juz.		1/1	2/3				3/3	1/0	2/0	0/2
Subgen. *Fragariastrum*										
Sect. *Fragariastrum*										
P. alba L.				0/4		0/1		0/1	0/1	1/1
P. micrantha Ramond ex DC.			2/0	2/4				0/1	0/1	
Subgen. *Hypargyrium*										
Sect. *Argenteae*										
P. argentea L.			2/0	0/2		0/B			1/1	
P. impolita Wahlenb.		2/0	3/0	0/2	2/0	0/B			1/1	
P. canescens Bess.			2/2	0/2		0/P			1/1	
P. collina Wib.		2/0		0/3	2/4	0/B		1/1	1/1	
Sect. *Chrysanthae*										
P. goldbachii Rupr.		1/1	2/3						1/1	1/1
P. longipes Ledeb.	2/3						1/1		3/3	
Sect. *Grandiflorae*										
P. umbrosa Stev.			3/3					3/3		0/1
Sect. *Rivales*										
P. supina L.			2/2	0/2		0/2	1/1	1/1	1/1	1/1
P. norvegica L.		2/3	2/3						1/1	1/1
P. intermedia L.			2/2	0/2		0/3				2/2
Sect. *Rectae*										
P. recta L. s. str. (=*P. sulphurea* Lam.)		3/4	3/2	0/2			1/2		2/2	
P. obscura Willd.		3/4	3/2	0/2			1/1		2/2	
=*P. fallacina* Blocki		2/2	3/2	0/2			0/2		2/2	
=*P. pilosa* Willd.		3/3	2/2	0/2			0/2		2/2	
P. semilaciniosa Borb.		0/3	2/3	3/4					4/3	
P. astracanica Jacq.		2/2	3/3	0/4			2/3			
P. callieri (Th. Wolf) Juz.		2/3	3/3	0/4			2/3			
P. taurica Willd. ex Schlecht.	2/0	0/1	3/0	0/4			0/1		2/2	
P. pedata Nestl.	2/0	0/2	3/0						2/2	
Subgen. *Potentilla*										
Sect. *Potentilla*										
P. erecta (L.) Raeusch.			3/3							3/2
P. reptans L.			2/3							2/2
Sect. *Aureae*										
Cycl. *Alpestres*										
P. crantzii (Crantz) G. Beck ex Fritsch		0/1	3/3	1/0				3/4	0/2	
P. aurea L.			1/3					1/3	3/2	2/2
Cycl. *Cinereae*										
P. arenaria Borkh.			1/1		3/P				2/3	1/0
Cycl. *Opacae*										
P. patula Waldst. et Kit.		1/1	1/2	0/1					2/3	

Продолжение

Таксон	Простые волоски						Железистые трихомы			
								железки		
	шиповидные	шиловидные	игловидные	нитевидные	розеточные	курчавые	волоски	с одноклеточной головкой	с 2—4-клеточной головкой	с многоклеточной головкой
P. heptaphylla L.		1/3	2/3				2/3	2/2	2/2	
P. humifusa Willd. ex Schlecht.	0/2	2/2	3/3					2/3		
P. depressa Willd. ex Schlecht.	0/2	1/2	3/3					3/4		
Subgen. *Chenopotentilla*										
Sect. *Anserinae*										
P. anserina L.			1/2	1/2		0/B		1/2		
Subgen. *Schistophyllidium*										
Sect. *Bifurcae*										
P. bifurca L.			3/3					3/3		

Примечание. 0 — трихомы отсутствуют, 1 — единичные, 2 — встречаются изредка, 3 — умеренно развитые, 4 — густо расположенные, В — войлочное опушение, Р — рыхлое войлочное; в числителе дроби указано опушение верхней эпидермы, в знаменателе — нижней.

Секреторные трихомные образования в роде *Potentilla* представлены железистыми волосками и железками. Железистые волоски имеют более или менее длинную состоящую из (3) 5—9 клеток ножку и 1-клеточную шаровидную или овальную головку (рис. 1, *7*). Клетки ножки таких волосков часто вытянуты, иногда их длина в несколько раз превышает ширину. Располагаются железистые волоски на обеих поверхностях листьев и чашелистиков. Железки состоят из 1—2-клеточной или многоклеточной головки и 2—4-клеточной ножки (рис. 1, *8*—*10*). 1-клеточные головки железок бывают шаровидные или овальные; 2—4-клеточные головки формируются в результате деления клеток, происходящего только в вертикальном направлении. Многоклеточные головки разделены как пери-, так и антиклинальными перегородками. Ножки железок очень короткие

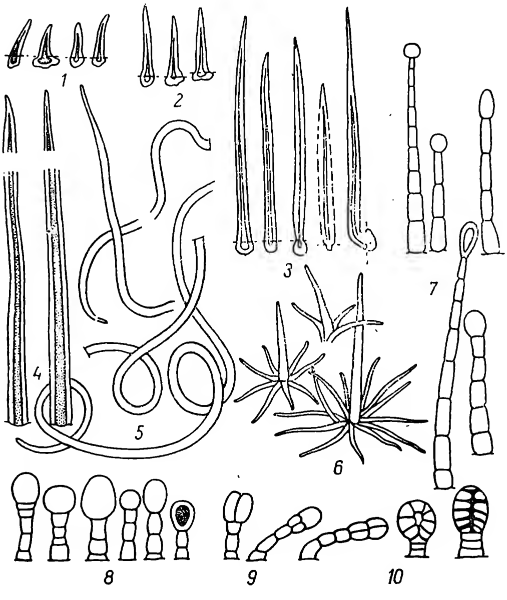


Рис. 1. Типы трихом у видов рода *Potentilla*.

1 — шиповидные, *2* — шиловидные, *3* — игловидные, *4* — нитевидные, *5* — курчавые, *6* — розеточные, простые, *7* — железистые волоски, *8* — железки с одноклеточной, *9* — двуклеточной, *10* — многоклеточной головкой; *1*, *2*, *8*—*10* — ×400, *3*—*7* — ×100.

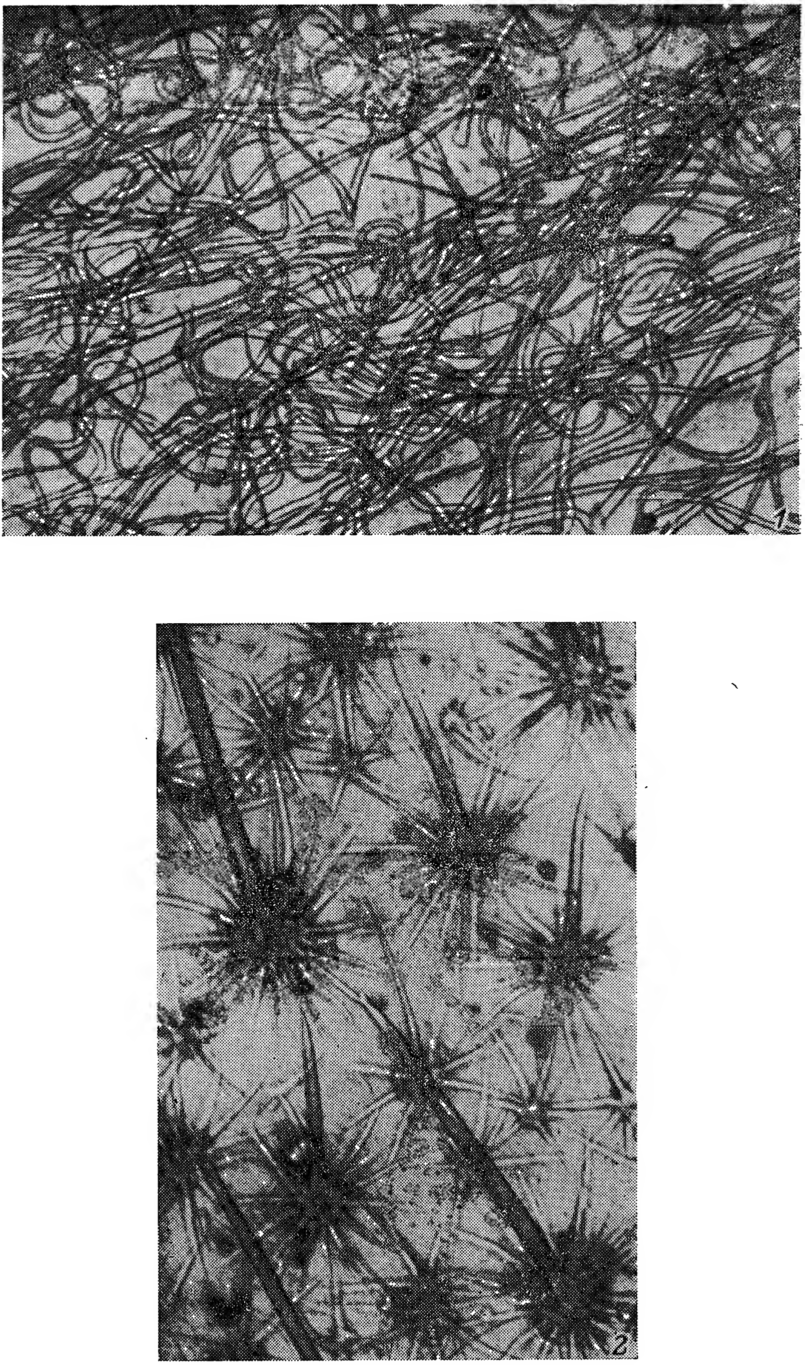


Рис. 2. Особенности опушения листьев некоторых видов рода *Potentilla*.
1 — P. collina, 2 — P. arenaria, 3 — P. humifusa.

и состоят из почти изодиаметричных клеток со слегка утолщенными стенками. Железки располагаются на обеих поверхностях листьев и чашелистиков, но, как правило, их больше на нижней, особенно вдоль крупных жилок листьев.

Различные типы трихомных образований у лапчаток флоры Украины встречаются в различных комбинациях и в разном числе. Как видно из таблицы, для изученных представителей рода наиболее типичны (характеризуют 90 % видов) игловидные волоски. Реже встречаются шиловидные и нитевидные волоски. Остальные типы простых трихом присущи отдельным видам. Так, шиповидные

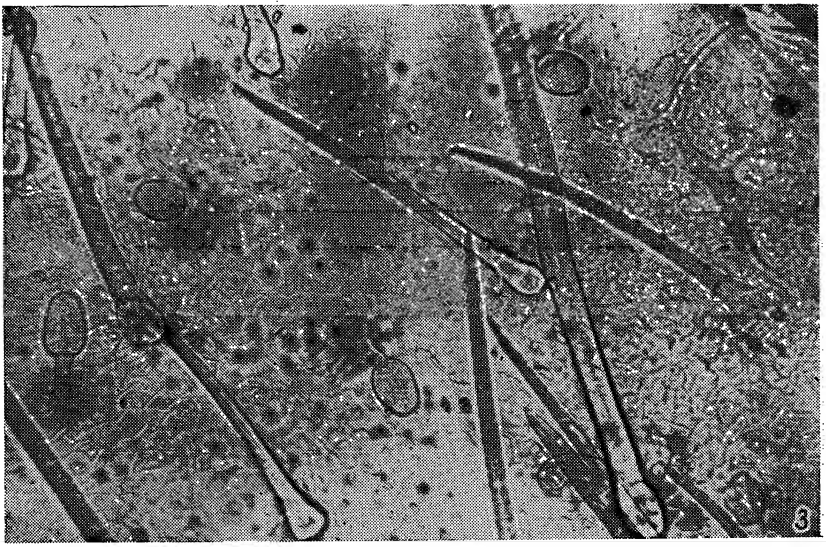


Рис. 2 (*продолжение*).

волоски характерны для *P. longipes* из секции *Chrysanthae.* Очень редко их можно наблюдать у некоторых представителей секций *Rectae* и *Aureae.* Розеточные волоски среди изученных нами видов имеются у *P. arenaria* и некоторых представителей секции *Argenteae*, где они входят в состав войлочного опушения. В отличие от этих видов войлочное опушение *P. anserina* сформировано курчавыми и нитевидными волосками.

Из числа железистых трихом наиболее распространены железки, которые встречаются хотя бы изредка почти у всех изученных нами лапчаток. Чаще всего это железки с 2—4-клеточной головкой, клетки которой ориентированы продольно, реже — с одно- или многоклеточной головкой. У некоторых видов на одном и том же листе или чашелистике встречаются несколько типов железок. Железистые волоски обнаружены у 12 видов рода.

Рассмотрим более подробно распределение трихомных образований по подродам и секциям рода (см. таблицу). Подрод *Closterostyles* представлен во флоре Украины одной секцией с двумя видами, имеющими идентичное опушение, в состав которого входят железистые волоски. Оба вида секции *Fragariastrum* подрода *Fragariastrum* также характеризуются однотипным опушением, состоящим из нитевидных волосков на нижней поверхности листьев.

К подроду *Hypargyrium* относится наибольшее число видов различных секций, произрастающих на территории Украины. Виды секции *Argenteae* по типу опушения очень близки между собой. На верхней поверхности листьев чаще всего имеются игловидные волоски, к которым у некоторых видов примешиваются розеточные трихомы с небольшим числом «лучей». На нижней стороне листьев и чашелистиков развит плотный или рыхлый войлок, состоящий в основном из курчавых волосков с примесью нитевидных (рис. 2, *1*). Секреторные трихомы представлены главным образом железками с 2—4-клеточными головками. Виды секции *Chrysanthae* резко различаются по опушению. Так, если для *P. goldbachii* характерны в основном игловидные волоски, то для *P. longipes* — шиповидные, расположенные главным образом по краю листа, и многочисленные железки с 2-клеточной головкой.

P. umbrosa — единственный по флоре Украины представитель секции *Grandiflorae* — характеризуется достаточно густыми игловидными волосками и довольно обильными железками с 1-клеточными округлыми головками. У трех представителей секции *Rivales*, несмотря на значительные различия по морфологическим признакам, опушение довольно однотипное. Некоторое исключение представляет *P. norvegica*, который опушен наряду с игловидными также и шиловидными волосками. Для *P. intermedia*, кроме игловидных, характерны и курчавые волоски, которые встречаются и на нижней поверхности листьев *P. su-*

pina. В очень полиморфной секции *Rectae* можно выделить несколько групп близких видов с идентичным опушением. Так, *P. recta* s. str. и *P. obscura* характеризуются наличием на обеих сторонах листьев и чашелистиков значительного количества шиловидных и игловидных волосков. *P. astracanica* и *P. callieri* имеют опушение, состоящее из игловидных волосков на верхней поверхности и шиловидных — на нижней. Кроме того, лапчаткам этой группы присущи многочисленные железистые волоски. *P. semilaciniosa* занимает особое положение в секции, отличаясь от остальных видов отсутствием железистых волосков часто изогнутыми нитевидными трихомами и большим количеством железок с 2-клеточной головкой. *P. taurica* и *P. pedata* по характеру опушения также несколько обособлены благодаря почти полному отсутствию шиловидных и железистых волосков, характерных в той или иной мере для остальных ее видов (см. таблицу). Между собою эти виды различаются по наличию у *P. taurica* крупных и сильно утолщенных игловидных волосков.

Подрод *Potentilla* на территории Украины представлен двумя секциями: *Potentilla* и *Aureae*. Два вида первой секции имеют очень сходное опушение, хотя четко различаются рядом макроморфологических признаков. Секция *Aureae* имеет сборный характер, что отображено в попытке внутрисекционного деления ее на циклы близких видов (Wolf, 1908; Юзепчук, 1941). Виды цикла *Alpestres* существенно не различаются по характеру опушения, им свойственны игловидные волоски и железки с 1—2-клеточной головкой. *P. arenaria*, представляющий во флоре Украины цикл *Cinereae*, отличается от всех остальных видов розеточными волосками с многочисленными «лучами» (рис. 2, *2*). Представители цикла *Opacae* достаточно однотипны по опушению листьев и чашелистиков, однако у отдельных видов имеются все же свои особенности. *P. heptaphylla* характеризуется железистыми волосками с буровато-фиолетовыми головками, *P. humifusa* (рис. 2, *3*) и *P. depressa* — обильными железками и наличием на нижней поверхности листа очень редко встречающихся у лапчаток шиповидных волосков. Два последних вида практически не различаются по типу опушения.

Относящийся к подроду *Chenopotentilla P. anserina* характеризуется войлочным опушением нижней стороны листьев, состоящим преимущественно из курчавых (извилистых) волосков и расположенных в основном по крупным жилкам нитевидных волосков. У *P. bifurca* — единственного представителя секции *Bifurcae* подрода *Schistophyllidium* — опушение представлено густыми игловидными волосками и железками с одноклеточной головкой.

Таким образом, у исследованных представителей рода *Potentilla* встречаются 10 типов трихом, которые в результате различных комбинаций образуют различные типы опушения. Как отдельные типы трихом, так и различные их сочетания характеризуют не только конкретные виды, но и группы разного таксономического ранга, что позволяет использовать опушение как дополнительный диагностический признак прежде всего на уровне секций и циклов близких видов. Представители таких секций, как *Rupestres*, *Fragariastrum*, *Argenteae*, *Rivales*, имеют однотипное опушение, тогда как в пределах секций *Chrysanthae*, *Rectae* и *Aureae* объединены виды с разнообразным опушением, что свидетельствует о сборном характере этих секций.

ЛИТЕРАТУРА

Никитин А. А., *Панкова И. А.* Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л.: Наука, 1982. 766 с. — *Станков С. С.* Род *Potentilla* L. — В кн.: Вульф Е. В. Флора Крыма. Т. 2. Вып. 2. М.: Сельхозгиз, 1960, с. 46—70. — *Фурст Г. Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с. — *Шмальгаузен И. Ф.* Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 1. Киев, 1895. 472 с. — *Юзепчук С. В.* Род *Potentilla* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 78—223. — *Gusuleac M. Potentilla* L. — In: Flora Repulbicii Populare Romine. Bucuresti: Ed. Acad. Republ. Populare Romine. 1956, t. 4, p. 596—660. — *Inamdar J. A.*, *Ganuandhara M.* Studies on the trichomes of some *Euphorbiaceae*. — Fed. Repert., 1977, vol. 88, N 1—2, p. 103—111. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. 1253 p. — *Napp-Zinn K.*, *Eble M.* Beiträge zur systematischen Anatomie der *Asteraceae — Anthemideae*: die Trichome. — Plant Syst. Evol., 1980, Bd 136, N 3—4, S. 169—207. — *Solereder H.* Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart, 1899. 948 S. — *Szafer W.*, *Pawlowski B. Potentilla* L. — In: Flora Polska. Krakow: Panstw. wydawn. nauk., 1955, t. 7, s. 96—143. —

Theobald W. L., *Krahulik J. L.*, *Rollins G. C.* Trichome description and classification. — In: Anatomy of the dicotyledons / C. R. Metcalfe, L. Chalk. Oxford, 1979, p. 40—53. — *Wolf Th.* Monographie der Gattung *Potentilla* L. — Bibl. Botan., 1908, Bd 4, S. 1—714.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 22 VII 1985.

УДК 581 47+8 : 582.734 **Бот. журн., т. 72, № 6**

Е. И. Голубкова

КАРПОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *DRYADEAE* (*ROSACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ

E. I. GOLUBKOVA. CARPOLOGO-ANATOMICAL FEATURES OF THE TRIBE *DRYADEAE* (*ROSACEAE*) MEMBERS IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS

В результате применения анатомо-карпологического метода исследования представителей трибы *Dryadeae* в систематику данной группы растений вносится ряд таксономических изменений, касающихся подрода *Oreogeum* рода *Geum*, родов *Novosieversia*, *Cowania*, *Purshia*, *Coluria* и *Waldsteinia*.

Согласно данным G. Schulze-Menz (1964), триба *Dryadeae* Vent. разделяется на четыре подтрибы: *Cercocarpinae* Torr. et Gray, *Purshiinae* (F. Bolle) Schulze-Menz, *Dryadinae* Focke и *Geinae* (Juel) Schulze-Menz.

Мы изучили эту близкородственную группу растений, так как систематика ее сложна. Сведения об объеме трибы *Dryadeae*, числе входящих в нее подтриб, родов и видов, о положении их в системе розоцветных очень противоречивы и неравнозначны.

Принимая во внимание проведенные нами ранее исследования по анатомии плода представителей трибы *Dryadeae* (Коротаева, 1983, 1984а, б; Голубкова, 1987), изученные роды этой трибы мы разделяем на 5 групп, соответствующих принятым нами четырем подтрибам: *Purshiinae*, *Dryadinae*, *Geinae*, *Coluriinae*, из которых последняя новая, и одной подтрибе *Cercocarpinae*, подтвержденной в ранге трибы, как это принял P. Rydberg (1913).

Проанализировав полученный материал, мы приводим ряд таксономических изменений, касающихся состава трибы *Dryadeae*, а именно родов подтриб *Geinae* и *Purshiinae*.

Плод у изученных видов много-, реже малоорешек и одноорешек (последний только у рода *Cercocarpus* H. B. K.).

Систематическое положение и объем подрода *Oreogeum* (Ser.) F. Bolle рода *Geum* L. подтрибы *Geinae* до сих пор понимаются исследователями по-разному, так как все представители этой подтрибы имеют очень сходное морфологическое строение вегетативных органов и роды различаются в основном по морфологическому строению плодиков — отсутствию или наличию сочленения на стилодии, по характеру сочленения (в виде крючочка или без него) и месту его расположения, длине и опушению стилодия; также имеет значение характер расположения плодиков на гинофоре или на цветоложе.

R. Brown (1824) виды подрода *Oreogeum* — *Geum montanum* L., *G. reptans* L., а R. Philippi (1856) — *G. andicola* (Phil.) Reiche отнесли к роду *Sieversia* Willd. F. Bolle (1933) в своей монографии рода *Geum* s. l. на основании таких признаков цветка, как строение подчашия, диска, стилодия, рыльца, и с учетом морфологических особенностей листьев разделил трибу *Geeae* Juel на 7 родов: *Novosieversia* F. Bolle, *Erythrocoma* Greene, *Oncostylus* (Schlecht.) F. Bolle, *Geum*, *Acomastylis* Greene, *Coluria* R. Br., *Waldsteinia* Willd.

Род *Geum* Bolle подразделяет на четыре подрода, одним из которых является подрод *Oreogeum*, состоящий из двух секций: *Sieversioides* F. Bolle с тремя видами — *G. andicola*, *G. reptans*, *G. montanum* — и *Acomastyloides* F. Bolle с одним видом — *G. bulgaricum* Panč. Большое внимание в своей классификации Bolle уделил строению стилодия плода. У подрода *Oreogeum* стилодий без сочленения, перисто-опушенный, сильно удлиняющийся и остающийся при зрелых плодиках в отличие от остальных трех подродов рода *Geum* — *Geum* (=*Eugeum* Focke), *Orthostylus* (C. A. Mey.) F. Bolle и *Stylipus* (Rafin.) Torr. et Gray, у которых стилодий с сочленением, верхний членик всегда опадает, а нижний (прямой или с крючочком на конце) остается.

T. Nakai и H. Hara (Hara, 1935) включили вид *Geum montanum* в новый выделенный ими род *Parageum* Nakai et Hara. W. Gajewski (1957) в своей работе, посвященной цитогенетическому изучению рода *Geum* s. l. и многих других родов розоцветных, приводя обзор главных морфологических признаков, имеющих диагностическое значение при различении родов, подродов и видов, одним из них называет строение стилодия. Классификация Gajewski, в которой он трибу *Geeae* делит на три рода: *Waldsteinia*, *Coluria* и *Geum* s. l., а род *Geum* — на 11 подродов, отличается от деления рода *Geum* s. l., принятого Bolle, следующим: 1) роды *Sieversia*, *Novosieversia*, *Oncostylus*, *Acomastylis* и *Erythrocoma* признаны как подроды рода *Geum*; 2) установлен новый подрод *Woronowia* (Juz.) Gajewski с единственным видом *G. speciosum* (Albov) Albov, который Bolle включил в подрод *Orthostylus* вместе с родом *Orthurus* (Boiss.) Juz.; 3) вид *G. andicola* из подрода *Oreogeum* выделен в самостоятельный подрод *Andicola* Gajewski рода *Geum*.

В подрод *Oreogeum* Gajewski включает три вида: *G. montanum*, *G. reptans* и *G. bulgaricum*, произрастающих в горах Европы, а четвертый вид — *G. andicola* — выделяет в самостоятельный подрод *Andicola* на основании строения стилодия (более короткого, чем у трех вышеупомянутых видов) и эндемичного распространения (только в Чилийских Андах).

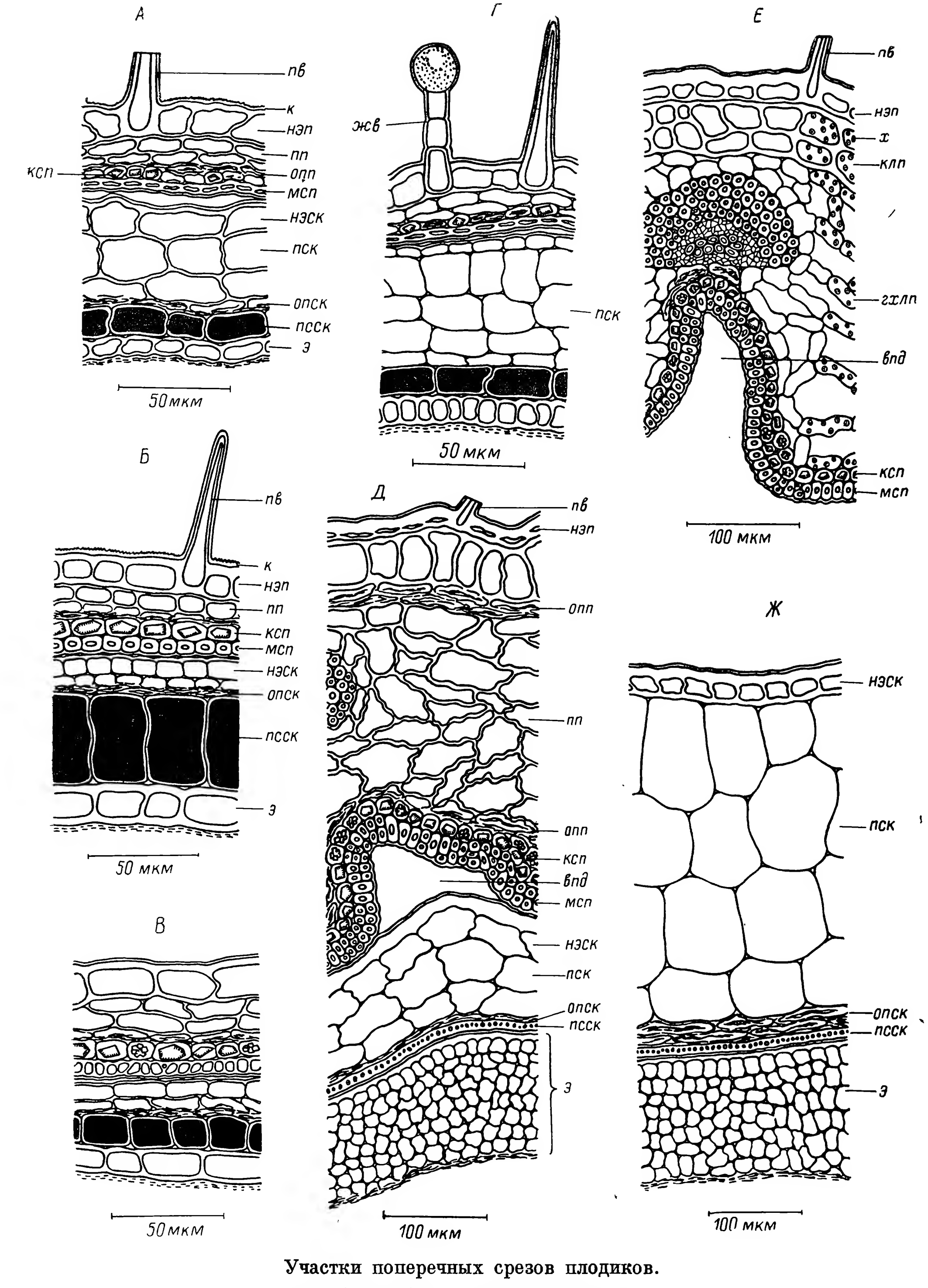
M. Král (1966) все виды подрода *Oreogeum* включил в род *Parageum*. Таким образом, ни систематическое положение, ни объем подрода *Oreogeum* до сих пор окончательно не установлены, а многие авторы виды подрода *Oreogeum* включают в род *Geum* (Pančić, 1833; Панчић (Pančić), 1883; Pawłowski, 1956; Gajewski, 1957, 1968; Hegi, 1966; Стоянов и др., 1966; Асенов, 1973).

В результате исследования морфологического и анатомического строения плода 30 видов из 12 родов подтрибы *Geinae* (Коротаева, 1983, 1984а) мы обнаружили, что плодики двух видов подрода *Oreogeum* рода *Geum* — *G. montanum* и *G. bulgaricum* (см. рисунок, *А*) — сходны между собой, но отличаются от плодиков видов рода *Geum* подрода *Geum* (см. рисунок, *Б*) наличием несплошного кристаллоносного слоя (кристаллы щавелевокислого кальция содержатся не во всех клетках) в перикарпии и слабовыраженным механическим слоем, состоящим из мелких, слегка утолщенных, тангенциально вытянутых клеток, а также более мелкими тангенциально вытянутыми клетками пигментного слоя семенной кожуры.

От плодика рода *Sieversia* плодик подрода *Oreogeum* рода *Geum* (см. рисунок, *А*) отличается тангенциально вытянутыми клетками механического слоя, крупноклеточной семенной кожурой, клетки пигментного слоя которой сильно тангенциально вытянуты, а от плодика рода *Parageum* (см. рисунок, *В*) — несплошным кристаллоносным слоем, клетки которого более мелкие, тангенциально вытянутыми клетками механического слоя и более сильно тангенциально вытянутыми клетками пигментного слоя семенной кожуры.

Поэтому мы считаем целесообразным возвести подрод *Oreogeum* в ранг рода с двумя видами: *Oreogeum montanum* (L.) E. Golubk. и *O. bulgaricum* (Panč.) E. Golubk.

Oreogeum (Ser.) E. Golubk. gen. nov. — Geum L. sect. *Oreogeum* Ser. 1823, Mém. Soc. Phys. Genève, 2 : 139, s. str.; idem, 1825, in DC., Prodr. 2 : 553, p. p. — *Geum* sect. *Sieversia* (Willd.) Scheutz, 1870, Prodr. Monogr. Georum: 49, p. p.; Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 698. — *Geum* subgen. *Sieversia* (Willd.) Velen. 1891, Fl. Bulg.: 175, p. p.; Focke, 1894, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 3 : 38, p. p.; Hegi, 1966, Ill. Fl. Mitteleur. 2. Aufl., 4, 2A, 6 : 415, p. p. — *Geum* subgen. *Oreogeum* (Ser.) F. Bolle, 1933, Feddes Repert. Beih. 72 : 41, p. p.; Gajewski, 1957, Monogr. Bot. 4 : 17, p. p.; idem, 1968, Fl. Europ. 2 : 35, p. p. — *Parageum* Nakai et Hara, 1935, Bot. Mag. Tokyo, 49, 579 : 124, p. p. — *Parageum*



Участки поперечных срезов плодиков.

А — *Oreogeum bulgaricum* (=*Geum bulgaricum*), *Б* — *Geum urbanum*, *В* — *Parageum calthifolium*, *Г* — *Novosieversia reptans* (=*Geum reptans*), *Д* — *Cowania mexicana*, *Е* — *Purshia alba* (=*Cowania alba*, *C. mexicana* var. *dubia*) (перикарпий), *Ж* — *Purshia alba* (=*Cowania alba*, *C. mexicana* var. *dubia*) (семенная кожура); *пв* — простой волосок, *жв* — железистый волосок, *к* — кутикула, *нэп* — наружная эпидерма перикарпия, *пп* — паренхима перикарпия, *опп* — облитерированная паренхима перикарпия, *гхлп* — губчатая хлоренхима перикарпия, *х* — хлоропласт, *клп* — колленхима перикарпия, *впд* — впадина, *ксп* — кристаллоносный слой перикарпия, *мсп* — механический слой (внутренняя эпидерма) перикарпия, *нэск* — наружная эпидерма семенной кожуры, *пск* — паренхима семенной кожуры, *опск* — облитерированная паренхима семенной кожуры, *псск* — пигментный слой (внутренняя эпидерма) семенной кожуры, *э* — эндосперм.

subgen. *Oreogeum* (Ser.) Král, 1966, Preslia, 38, 2 : 152, p. p. — *Sieversia* auct. non Willd. : R. Br. 1824, Parry's First Voy. Bot. Suppl. Ap. 11 : 276, p. p.; Spreng. 1825, Syst. Veg. 2 : 543, p. p.

Многолетние травы. Корневище неветвистое, толстое, без ползучих побегов. Прикорневые листья собраны в многолистную розетку, лировидные, с крупной конечной туполопастной и мелкогородчатой долей и мелкими тупозубчатыми боковыми; черешки при основании расширены. Стеблевые листья немногочисленные, мелкие, 3-раздельные на зубчатые доли. Цветки одиночные или в 2—7-цветковых соцветиях, крупные, широко раскрытые прямостоячие или бокаловидные поникающие. Гипантий блюдцевидный. Околоцветник 5 (6—7)-членный, чашечка с подчашием, лепестки желтые или бледножелтые, тычинки многочисленные, цветоложе слегка шаровидное или коническое, гинецей апокарпный, многочисленный. Плод многоорешек, состоит из продолговатых или продолговато-обратнояйцевидных плодиков, опушенных простыми волосками, с сильно удлиняющимся при созревании, перисто-опушенным стилодием без сочленения, остающимся на зрелом плодике.

Typus generis: *O. montanum* (L.) E. Golubk.

Species: *O. montanum* (L.) E. Golubk., *O. bulgaricum* (Panč.) E. Colubk.

1. **Oreogeum montanum (L.) E. Golubk. comb. nov.** — *Geum montanum* L. 1753, Sp. Pl. : 501. — *Sieversia montana* (L.) R. Br. 1824, l. c. : 276. — *Parageum montanum* (L.) Nakai et Hara, 1935, l. c.: 124. — Ic.: Асенов, 1973, in Йорданов, Фл. Българ. 5 : 191, табл. 41, фиг. 1, 1а—д.

На горных лугах, скалистых полянах, в субальпийском и альпийском поясах.

Распространение. Центральная и Южная Европа (Пиренеи, Альпы, Карпаты, Татры, Южная Югославия, Северная Албания, Западная и Юго-Западная Болгария, Корсика).

2. **Oreogeum bulgaricum (Panč.) E. Golubk. comb. nov.** — *Geum bulgaricum* Panč. 1833, Elem. Fl. Bulg. : 26. — *Parageum bulgaricum* (Panč.) Král, 1966, l. c. : 152. — Ic.: Асенов, 1973, l. c. : 195, табл. 42, фиг. 1, 1а—д. — Exs.: Pl. Bulg. Exs. N 43.

На скалах, скалистых полянах, влажных местах в зарослях кустарников, в альпийском поясе.

Распространение. Южная Югославия, Албания, Юго-Западная Болгария. Балканский эндемик.

Вопрос о включении в род *Oreogeum* вида *Geum andicola*, который многие авторы относят к подроду *Oreogeum* рода *Geum*, остается дискуссионным, так как материал для исследования нам получить не удалось. Но, учитывая узколокальное распространение *Geum andicola*, найденного только в Южной Америке, в Чилийских Андах, и его морфологические особенности, такие, например, как равномерно перисто-рассеченные листья и более короткий стилодий, голый выше середины, мы пришли к заключению, что пока целесообразно оставить *Geum andicola* в отдельном подроде *Andicola* Gajewski рода *Geum*, выделенном Gajewski (1957). Для окончательного решения этого вопроса необходимы дополнительные исследования.

Четвертый вид подрода *Oreogeum* рода *Geum* — *G. reptans*, так же как и *G. montanum* и *G. bulgaricum*, имеет удлиняющийся, без сочленения перисто-опушенный стилодий, неопадающий при зрелых плодиках, но от вышеперечисленных двух видов и от видов подрода *Geum* отличается развитием единичных кристаллов на месте кристаллоносного слоя в перикарпии. По морфологическому строению *G. reptans* отличается перисто-рассеченными прикорневыми листьями, двойным подчашием, состоящим большей частью из 10 листочков, неопределенным числом чашелистиков и лепестков (обычно из 6—8, реже 5). По морфологическому и анатомическому строению плодика, форме листьев и строению цветка *G. reptans* наиболее сходен с видом монотипного рода *Novosieversia* F. Bolle — *N. glacialis* (Adams) F. Bolle, произрастающим в арктической и альпийской зонах Сибири и Дальнего Востока, а также на Аляске.

Род *Novosieversia* характеризуется перисто-рассеченными листьями и двойным подчашием. Число чашелистиков и лепестков нередко увеличено до 8. Стилодий удлиняющийся, перисто-опушенный, без сочленения, остающийся при зрелых плодиках.

По анатомии плодика *Novosieversia glacialis* в основном сходна с *Geum reptans* (см. рисунок, *Г*) в строении всех тканей, только у *Geum reptans* наружная эпидерма семенной кожуры состоит из очень мелких, тангенциально вытянутых клеток.

На основании сходства в строении *Geum reptans* с *Novosieversia glacialis* и отличия его от остальных видов подрода *Geum* и рода *Oreogeum* мы пришли к заключению, что вид *Geum reptans* целесообразно перевести в род *Novosieversia.*

Novosieversia reptans (L.) E. Golubk. comb. nov. — Geum reptans L. 1753, l. c. : 501. — *Sieversia reptans* (L.) R. Br. 1824, l. c. : 276. — *Parageum reptans* (L.) Král, 1966, l. c. : 152. — Ic.: Асенов, 1973, l. c. : 191, табл. 41, фиг. 2, 2а—д. — Exs. : Pl. Bulg. Exs. N 42.

На скалах, каменистых полянах, галечниках, в альпийском поясе.

Распространение. Центральная и Юго-Восточная Европа (Альпы, Карпаты, Татры, Южная Югославия, Северная Албания и Юго-Западная Болгария).

Исследуя анатомическое и морфологическое строение плодика родов *Purshia* DC. (один вид) и *Cowania* D. Don (четыре вида, одна разновидность), входящих в подтрибу *Purshiinae* (F. Bolle) Schulze-Menz, мы обнаружили сильное отличие плодика *Cowania mexicana* D. Don var. *dubia* Brandegee от плодика других видов рода *Cowania* и сходство его с плодиком рода *Purshia.*

Род *Cowania* представлен 5—7 видами, распространенными на юго-западе США и в Мексике. Это вечнозеленые кустарники или маленькие деревца. Род *Purshia* состоит из двух видов, произрастающих на Тихоокеанском побережье Северной Америки. Представители рода — кустарники и небольшие деревья.

Сравнение анатомического строения плодика у видов родов *Purshia* и *Cowania* показало, что они обладают одинаковой топографией тканей, в паренхиме перикарпия проходит множество проводящих пучков по всей окружности (15—25). С наружной стороны перикарпия имеются ребра, а с внутренней — выступы, заполненные губчатой хлоренхимой или паренхимой, и между ними впадины, причем в верхней части плодика впадины более глубокие. Семенная кожура характеризуется крупноклеточной паренхимой (2—5 слоев) и очень мелкими клетками внутренней эпидермы (пигментного слоя).

Однако мы обнаружили и хорошо выраженные различия между этими родами. Так, у рода *Purshia* в перикарпии впадины более глубокие, больше проводящих пучков (до 25), есть гиподерма, образованная одним слоем клеток колленхимы, хорошо развита губчатая хлоренхима, клетки которой с ветвистыми выростами, и имеются большие межклетники. Наружная эпидерма семенной кожуры представлена радиально вытянутыми клетками с утолщенными оболочками, а паренхима состоит из очень крупных клеток, расположенных в 4—5 слоев.

У рода *Cowania* — *C. mexicana* (см. рисунок, *Д*), *C. plicata*, *C. purpurea* — плодики более мелкие, в перикарпии впадины менее глубокие, меньше проводящих пучков (от 14 до 19), нет слоя колленхимы, в средней части клетки паренхимы плотно прилегают друг к другу, и только в верхней трети плодика развивается небольшое число клеток губчатой хлоренхимы, межклетники здесь небольшие, наружная эпидерма семенной кожуры состоит из крупных клеток с утолщенными наружными стенками, паренхима — из одного-двух слоев клеток более мелких, чем у *Purshia.*

Вышеупомянутые три вида рода *Cowania* имеют сходное строение плодика и отличаются от *Cowania mexicana* var. *dubia* (см. рисунок, *Е*, *Ж*) по тем же признакам, что и от рода *Purshia.* В то же время строение плодика *Cowania mexicana* var. *dubia* (см. рисунок, *Е*, *Ж*) очень сходно с таковым *Purshia tridentata.* В перикарпии *Cowania mexicana* var. *dubia* развивается гиподерма, состоящая из двух слоев клеток колленхимы, хорошо развита губчатая хлоренхима, клетки которой с ветвистыми выростами, имеются большие межклетники. Семенная кожура с крупноклеточной паренхимой также очень сходна по строению с таковой у *Purshia tridentata.*

В литературе имеются сведения о гибридной природе *Cowania mexicana* var. *dubia*. Самую первую известную коллекцию гибридов собрал C. A. Purpus в 1898 г. в Неваде (Nord, 1965).

P. Rydberg (1913), приводя описание *Cowania alba* Good. и отождествляя ее с *C. mexicana* var. *dubia*, замечает, что, возможно, это гибрид между *Cowania stansburiana* и *Purshia tridentata*. Гибридные формы обнаружены также в горах Провиденс и Кингстон в Калифорнии и, возможно, имеются в других штатах Юго-Западной Америки (Plummer et al., 1957; Thomas, 1957; Stebbins, 1959). E. Nord (1965) изучал этот гибрид в Калифорнии в смешанных насаждениях *Purshia tridentata* и *Cowania mexicana* var. *stansburiana* (=*Cowania stansburiana*). Плодик *Cowania mexicana* var. *dubia* с менее удлиняющимся щетинистым стилодием морфологически занимает промежуточное положение между родительскими родами: у рода *Cowania* плодик с сильно удлиняющимся, перисто-опушенным стилодием, а у *Purshia* стилодий очень короткий, щетинистый. По числу плодолистиков *Cowania mexicana* var. *dubia* (1—2, редко 3) сходна с родом *Purshia*, у которого их 1—2, и сильно отличается от вида *Cowania mexicana*, имеющего 4—12 плодолистиков. Листья у *Cowania mexicana* var. *dubia* обычно глубоко рассечены более чем на три доли, как и у *Cowania*, но на некоторых особях преобладают трехдольчатые листья, как и у рода *Purshia*.

Сопоставив анатомические и морфологические данные, мы пришли к выводу, что *Cowania mexicana* var. *dubia* должна принадлежать к роду *Purshia*. Поэтому приводим новую комбинацию.

Purshia alba (Goodding) E. Golubk. comb. nov. — *Cowania alba* Goodding, **1904**, Bot. Gaz. (Chicago), 37 : 55. — *C. mexicana* D. Don var. *dubia* Brandegee, **1903**, Zoe, 5 : 149.

На сухих склонах гор на высоте 1300—2700 м над ур. м.

Распространение. Невада, Калифорния: горы Провиденс, Кингстон и на востоке пустыни Мохаве.

В трибу *Geeae* Juel Bolle (1933) и Gajewski (1957) объединяют три рода: *Geum* s. l., *Waldsteinia* и *Coluria*. Schulze-Menz (1964) включает эти 3 рода в подтрибу *Geinae*.

Род *Waldsteinia* объединяет 6 видов, распространенных на юго-востоке Западной Европы, в Восточной Азии, Северной Америке. Представлен многолетними травами с трех-, пятипальчато-лопастными и раздельными базальными листьями.

Род *Coluria* охватывает 5 видов, распространенных в Западной Сибири (Алтай) и Китае (кроме восточных провинций). Представлен многолетними травами с лировидно-перисто-рассеченными или перистыми листьями.

Роды *Coluria* и *Waldsteinia* резко отличаются целиком опадающим стилодием от рода *Geum* s. l., у которого стилодий полностью остается при плодиках или только верхняя часть его опадает. Rydberg (1913) на основании этих морфологических различий установил самостоятельную трибу *Colurieae*. Род *Waldsteinia* отличается от представителей подтрибы *Geinae* развитием в перикарпии у некоторых видов элайосом (вместилищ жирных масел), наличием многослойной, довольно крупноклеточной паренхимы из толстостенных клеток, клетками эндокарпия с сильно утолщенными и сдавленными полостями, в семенной кожуре — бо́льшим числом слоев тонкостенной крупноклеточной паренхимы.

Род *Coluria* по анатомическому строению плодика отличается от остальных представителей подтрибы *Geinae* развитием у некоторых видов в перикарпии толстостенных элайосом, выступающих в виде сосочков, и двумя-тремя слоями крупноклеточной паренхимы.

По анатомии плодика роды *Waldsteinia* и *Coluria* сходны между собой развитием крупноклеточного многослойного перикарпия, у некоторых видов — образованием элайосом, узкими тангенциально вытянутыми клетками пигментного слоя семенной кожуры.

Принимая во внимание сходное морфологическое и анатомическое строение цветков и плодов родов *Coluria* и *Waldsteinia*, а также их отличия от остальных родов подтрибы *Geinae*, мы считаем целесообразным выделить их в отдельную подтрибу *Coluriinae*, а не в трибу, как это сделал Rydberg (1913), поскольку эти отличия, по нашему мнению, на фоне всей трибы *Dryadeae* имеют значимость ранга таксона подтрибы.

Rosaceae tribus Dryadeae subtribus Coluriinae (Rydb.) E. Golubk. comb. nov. — Tribus *Colurieae* Rydb. 1913, North Amer. Fl. 22, 5 : 397, s. str. — Tribus *Geeae* Juel, 1918, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 58, 5 : 77, p. p.; F. Bolle, 1933, Feddes Repert. Beih. 72 : 18, p. p.; Gajewski, 1957, Monogr. Bot. 4 : 10, p. p. — Subtribus *Geinae* (Juel) Schulze-Menz, 1964, Engler's Syllabus, 12. Aufl., 2 : 215, p. p.

Lectotypus: *Coluria* R. Br.

ЛИТЕРАТУРА

Асенов Ив. Род Омайниче — *Geum* L. — В кн.: Йорданов Д. Флора на Народна Република България. София: Изд-во на Българската Академия на Науките, 1973, т. 5, с. 189—205. — *Голубкова Е. И.* Строение плода представителей трибы *Dryadeae* (*Rosaceae*) в связи с их систематическим положением. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 2, с. 221—229. — *Коротаева Е. И.* Строение плода некоторых представителей подтрибы *Geinae* (*Rosaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 10, с. 1367—1373. — *Коротаева Е. И.* Систематика и анатомия плода рода *Orthurus* (Boiss.) Juz. (*Rosaceae*). — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1984а, № 3, с. 32—38. — *Коротаева Е. И.* Анатомическое строение плода некоторых представителей трибы *Dryadeae* (*Rosaceae*) в связи с их систематикой. — В кн.: I Всесоюз. конф. по анатомии раст.: Тез. докл. Л.: Наука, 1984б, с. 79. — *Панчић Ј.* (*Pančić J.*). Грађа за флору кнежевине Бугарске. — Гласник Српског Ученог Друштва. Књига 53. Различна научна грађа. Београд, 1883, с. 161—231. — *Стоянов Н.*, *Стефанов Б.*, *Китанов Б.* Род *Geum* L. — Омайниче. — В кн.: Флора на България. 4-о изд. Ч. 1. София: Наука и изкуство, 1966, с. 542—545. — *Bolle F.* Eine Übersicht über die Gattung *Geum* L. und die ihr nahestehenden Gattungen. — Feddes Repert., Beih., 1933, Bd 72. 119 S. — *Brown R.* A list of plants, collected in Lelville Island, by the officers of the expedition; with characters and descriptions of the new species. — In: W. E. Parry. A supplement to the Appendix of captain Parry's voyage for the discovery of a north-west passage, in the years 1819—1820. Containing an account of the subjects of natural history. Ap. 11. Botany. London: Murray, 1824, p. 259—310. — *Gajewski W.* A cytogenetic study on the genus *Geum* L. — Monogr. Bot. (Warszawa), 1957, vol. 4. 416 p. — *Gajewski W. Geum* L. — In: Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1968, vol. 2, p. 34—36. — *Hara H. Rosaceae.* — In: Preliminary report on the flora of Southern Hidaka, Hokkaidô (Yezo). VI. — Bot. Mag. Tokyo, 1935, vol. 49, N 579, p. 121—125. — *Hegi G. Rosaceae* (Rosengewächse). — In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl. München: Hanser, 1966, Bd 4, 2. T., Teilband A, Dicotyledones (3. Teil.), Lief. 6, S. 385—448. — *Král M.* Die Begrenzung der Gattung *Parageum* Nakai et Hara. — Preslia, 1966, Bd 38, N 2, S. 151—153. — *Nord E. C.* Autecology of bitterbrush in California. — Ecol. Monogr., 1965, vol. 35, N 3, p. 307—334. — *Pančić J.* Elementa ad Floram principatus Bulgariae. Belgradum, 1833. 71 p. — *Pawłowski B. Geum* L. — In: Flora Tatr. Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1956, t. 1, s. 503—508. — *Philippi R. A.* Plantarum novarum Chilensium. Centuria prima. — Linnaea, 1856, Bd 28, S. 609—655. — *Plummer A. P.*, *Jensen R. L.*, *Stapley H. D.* Job completion report for game forage revegetation project W-82-R-2. Utah State Dept. — Fisch and Game Info. Bul., 1957, vol. 31. 128 p. — *Rydberg P. A. Rosaceae.* — In: North American flora. Lancaster; Pa.: Lancaster Press, Inc., 1913, vol. 22, pt. 5, p. 389—480. — *Schulze-Menz G. K. Rosaceae.* — In: A Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Herausg. von H. Melchior. Berlin; Nikolassee: Gebrüder Borntraeger, 1964, Bd 2, Angiospermen, S. 209—218. — *Stebbins G. L.* The role of hybridization in evolution. — Proc. Amer. Phil. Soc., 1959, vol. 103, N 2, p. 231—251. — *Thomas L. K.* Jr. Introgression in *Purshia tridentata* (Pursh) DC. and *Cowania stansburiana* Torr. Provo, Utah: Brigham Young Univ., 1957. 67 p.

Центральный научно-исследовательский
институт лесосплава,
Ленинград.

Получено 30 XII 1985.

УДК 583.8 : 582 (575.3) Бот. журн., т. 72, № 6

С. С. Ахунова

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ АНАТОМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПЕРИКАРПИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*)

S. S. AKHUNOVA. ON SYSTEMATIC SIGNIFICANCE OF PERICARP ANATOMICAL CHARACTERS IN SOME MEMBERS OF THE GENUS *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*)

Исследована анатомическая структура перикарпия 7 видов рода *Crataegus*, произрастающих в Таджикистане. Изученные виды боярышников различаются по ряду признаков экзокарпия. Наиболее существенное значение для диагностики видов имеют толщина кутикулы, форма и размеры клеток эпидермы, степень развития колленхимы.

Для решения вопросов систематики наряду с другими большое значение имеет анатомо-карпологический метод. Существенно, что анатомические признаки плодов и семян могут служить критерием диагностики видов.

Значение анатомических признаков перикарпия для систематики отмечали многие авторы (Рыбин, 1925; Матиенко, 1972; Ротару, 1972, и др.). Изучением анатомического строения перикарпия яблоневых, в том числе боярышника, занимались E. Kraus (1866), A. G. Garsin (1890). Авторы различали в перикарпии ряда таксонов определенную зональность. Г. И. Ротару (1972) установил гистологическую зональность перикарпия, характерную для всех яблоневых. При исследовании анатомических особенностей перикарпия представителей рода *Crataegus* он отметил различия в форме и размерах клеток эпидермы и колленхимной ткани. Н. М. Федорончук (1985) в процессе изучения анатомического строения узлов и черешков листьев некоторых видов боярышника также показал видоспецифичность признаков эпидермы и прилегающих клеточных слоев.

Для выявления признаков перикарпия, имеющих диагностическое значение, мы провели исследование анатомии перикарпия некоторых представителей рода *Crataegus*, произрастающих в Таджикистане, а также изучили внешнюю морфологию их плодов.

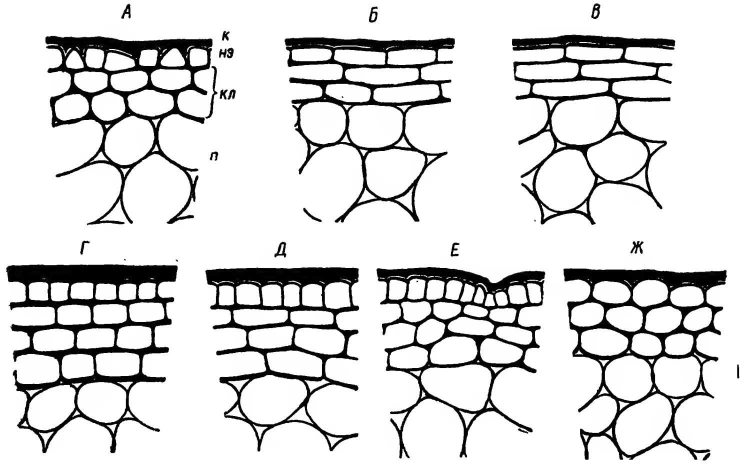
Материал был собран в 1984—1985 гг. в дендрарии ботанического сада АН ТаджССР. Для фиксации использовали смесь FAA. Обработку материала производили по общепринятой цитоэмбриологической методике. Поперечные срезы из средней части плода толщиной 8—12 мкм окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем Ж в гвоздичном масле.

Были исследованы плоды 7 видов боярышника, которые относятся к 3 секциям (Циновскис, 1971): секция *Oxyacanthae* Loud. (*C. turkestanica* Pojark., *C. fischeri* Schneid., *C. songorica* C. Koch, *C. dzairensis* Vass.), секция *Azaroli* Loud. (*C. pontica*), секция *Sanguineae* Schneid. (*C. hissarica* Pojark., *C. remotilobata* Raik.).

В строении наружной зоны перикарпия — экзокарпии — исследованных видов боярышника можно выделить эпидерму, покрытую кутикулой, и колленхиму. Расположенные под колленхимой округлые и овальные клетки паренхимы мезокарпия носят в основном гомоморфный характер, и поэтому их описание мы не приводим.

C. turkestanica. Плоды темно-красные и вишневые, эллипсоидальные и короткоэллипсоидальные, 12—16 мм дл., 7—8 мм шир., с гладкой поверхностью и сухой мякотью. На поперечном срезе перикарпия (см. рисунок, *А*) клетки эпидермы неоднородные (квадратные, прямоугольные, трапециевидные и треугольные), 25—30 мкм дл. и 17—23 мкм шир. Кутикула толщиной 6 мкм довольно глубоко распространяется между радиальными стенками клеток эпидермы. Колленхима сформирована 2 слоями овальных или удлиненно-овальных клеток. Клетки наружного слоя 30—35 мкм дл., 20—25 мкм шир., внутреннего — несколько крупнее: в тангентальном направлении 32—37 мкм, радиальном — 25—28 мкм. Оболочки клеток немного утолщены (3 мкм).

В клетках эпидермы и колленхимы большое количество антоциановых пигментов.



Поперечный срез перикарпия некоторых представителей рода *Crataegus*.

А — *C. turkestanica*, *Б* — *C. fischeri*, *В* — *C. songorica*, *Г* — *C. dzairensis*, *Д* — *C. pontica*, *Е* — *C. hissarica*, *Ж* — *C. remotilobata*. *к* — кутикула, *нэ* — наружная эпидерма, *кл* — колленхима, *п* — паренхима мезокарпия.

C. fischeri. Плоды шаровидные или широкоовальные, 12—15 мм дл., 10—12 мм шир., с темно-вишневой гладкой поверхностью со светлыми точками и оранжево-желтой мякотью. Клетки эпидермы на поперечном срезе (см. рисунок, *Б*) тангентально удлиненные, 38—50 мкм дл., 16—20 мкм шир. Кутикула 6 мкм толщиной, не распространяется между радиальными стенками клеток эпидермы. Колленхима образована двумя слоями клеток. Клетки наружного слоя 40—55 мкм дл., 18—20 мкм шир., внутреннего — несколько шире (до 25 мкм). Оболочки клеток незначительно утолщены (до 3 мкм).

C. songorica. Плоды короткоэллипсоидальные или почти шаровидные, 10—15 мм дл., 10—12 мм шир., с темно-вишневой гладкой поверхностью со светлыми точками и оранжево-желтой довольно сочной мякотью. На поперечном срезе клетки эпидермы (см. рисунок, *В*) тангентально удлиненные, 40—45 мкм дл., 18—20 мкм шир. Кутикула толщиной 6 мкм. Колленхима состоит из 2 слоев тангентально удлиненных клеток, 48—58 мкм дл., 18—20 мкм шир.

C. dzairensis. Плоды шаровидные, пурпурно-красные, пурпурно-черные, 1—1.3 см в диам., с гладкой поверхностью и желтой мякотью. Клетки эпидермы на поперечном срезе (см. рисунок, *Г*) изодиаметрические, почти квадратные или немного тангентально вытянутые, 20—25 мкм дл., 20—22 мкм шир. Кутикула толщиной 10 мкм, неглубоко распространяется между радиальными стенками клеток эпидермы. Колленхима сформирована 3 рядами клеток, вытянутых в тангентальном направлении, 35—43 мкм дл. и 26—28 мкм шир. Третий слой клеток колленхимы крупнее клеток наружного слоя колленхимной ткани — 40—46 мкм дл., 28—32 мкм шир.,

C. pontica. Плоды светло-желтые, желтые, иногда с красноватым боком, точечные, округлые, часто сплюснутые в основании и на верхушке, довольно крупные, до 3 см в диам., с гладкой поверхностью и светло-желтой сочной мякотью, которая составляет около 80 % массы плода. Клетки эпидермы на поперечном срезе (см. рисунок, *Д*) изодиаметрические, почти квадратные или трапециевидные, 25—27 мкм дл., 24—26 мкм шир. Кутикула 10 мкм толщиной. Колленхима образована 3 слоями тангентально вытянутых клеток 32—45 мкм дл., 23—28 мкм шир. Клетки внутренних слоев колленхимы несколько шире — до 32 мкм. Оболочки клеток неравномерно утолщены: тангентальные — до 4 мкм, радиальные — 2 мкм.

C. hissarica. Плоды желтые, оранжево-желтые, почти шаровидные, мелкие, 5 мм в диам., с желтоватой мякотью. При созревании плодов их поверхность сморщивается. Эпидерма представлена слабо вытянутыми в радиальном направлении клетками (см. рисунок, *Е*), 20—23 мкм дл., 20—28 мкм шир. Кутикула 6 мкм толщиной. Колленхима состоит из 3 слоев тангентально удлиненных клеток, 28—38 мкм дл., 22—28 мкм шир. Клетки эпидермы и колленхимы в отдельных местах вдавлены.

C. remotilobata. Плоды темно-красные, округлые, мелкие, 5—7 мм в диам., с сочной янтарной мякотью. Клетки эпидермы на поперечном срезе (см. рисунок, *Ж*) овальные, 32—38 мкм дл., 20—28 мкм шир. Кутикула толщиной 8 мкм. Колленхима включает 2 слоя овальных клеток 28—38 мкм дл., 20—25 мкм шир. Толщина их тангентальных стенок до 5, радиальных — 2 мкм.

Как видно из описаний и представленных рисунков, изученные нами виды боярышника различаются по ряду признаков покровной ткани (толщине кутикулы, форме и размерам клеток эпидермы), числу слоев, размерам и степени утолщения оболочек клеток колленхимы.

Статистическая обработка размеров клеток экзокарпия показала, что изученные виды несколько варьируют по размерам клеток эпидермы и колленхимы (коэффициент вариации до 12 %).

По нашим данным, анатомическое строение перикарпия *C. fischeri* и *C. songorica* очень сходно. Р. Е. Циновскис (1971) отмечал, что *C. songorica* является синонимом *C. fischeri*. Сходство в анатомическом строении перикарпия этих видов подтверждает их близкое родство.

Результаты проведенного исследования выявили видоспецифичность структур, а следовательно, диагностическую ценность анатомических признаков экзокарпия и возможность их применения для решения спорных вопросов систематики рода.

Благодарю Э. С. Терёхина за консультации и конкретную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Матиенко Б. Г. Анатомическая характеристика плодов культурных и дикорастущих тыквенных. Кишинев: Штиинца, 1972. 224 с. — *Ротару Г. И.* Сравнительная анатомия околоплодника подсемейства яблоневых. Кишинев: Штиинца, 1972. 138 с. — *Рыбин В. А.* Анатомические особенности в строении плода различных сортов яблони. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1925, т. 2, с. 297—309. — *Федорончук Н. М.* Сравнительно-анатомическая характеристика узлов и черешков листьев видов рода *Crataegus*. — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 1, с. 9—14. — *Циновскис Р. Е.* Боярышники Прибалтики. Рига: Зинатне, 1971. 386 с. — *Garsin A. G.* Histogenese de pericarpes charnus. — An. Sci. Nat. Bot., 1890, t. 12, ser. 7, p. 278—281. — *Kraus E.* Über den Bau trockener Pericarpien. — Jahrb. Wis. Bot., 1866, Bd 5, S. 83—126.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 XII 1985.

УДК 631.547.4 : 582.547.2

Бот. журн., т. 72, № 6

И. Н. Голубинский, С. В. Гапон, Н. А. Сикач

СЛУЧАЙ МАССОВОГО ЦВЕТЕНИЯ *LEMNA MINOR* (*LEMNACEAE*) В ПОЛТАВСКОЙ ОБЛАСТИ

I. N. HOLUBINSKY, S. V. GAPON, N. A. SIKACH.
THE CASE OF THE MASS FLOWERING OF *LEMNA MINOR* (*LEMNACEAE*)
IN THE POLTAVA REGION

Кафедра ботаники Полтавского педагогического института ежегодно в июне проводит полевую практику студентов 2-го курса по ботанике на биостационаре «Лучки» вблизи устья р. Ворсклы. Хотя условия для цветения рясок там, казалось бы, идеальные (многочисленные озерки, заводи в пойме Ворсклы), нам, несмотря на неоднократные попытки, до 1985 г. не удавалось наблюдать это столь редкое явление. Только 21 VI 1985 г. во время одной из экскурсий наши поиски увенчались успехом: в одном из водоемов было обнаружено несколько листецов ряски малой *Lemna minor* L. с еле заметными цветками на коротких цветоножках. Сначала это показалось нам невероятным. Поэтому на следующий день мы уже специально приступили к поискам цветущих растений и на небольшой площади (всего в несколько квадратных метров) обнаружили свыше ста цветущих экземпляров *L. minor*.

Цветущие растения ряски малой мы нашли в небольшом озерке глубиной до 1 м в пойме р. Ворсклы. Берега и мелководье этого озерка, как и других вблизи, заросли схеноплектусом озерным *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, рогозами *Typha angustifolia* L. и *T. latifolia* L., между которыми изредка встречались шелковник жестколистный *Batrachium circinatum* (Sibth.) Smith. и лютик ядовитый *Ranunculus sceleratus* L., а в середине водоема между листецами ряски в заметном количестве — цветущие растения водокраса обыкновенного *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Наибольшее количество цветущих экземпляров ряски малой обнаружено на открытых, хорошо освещенных солнцем местах. Поиски их на затененных участках, между побегами схеноплектуса и рогоза, где ряски малой было не меньше, чем на солнечных местах, успехов не дали.

Самые тщательные поиски цветущих экземпляров ряски малой в других (даже поблизости расположенных озерках и заводях) оказались безрезультатными. Мы не обнаружили также цветущих растений ряски тройчатой *L. trisulca* L., в изобилии встречавшейся между листецами ряски малой.

Повторные поиски (через неделю — 29 VI 1985) цветущих экземпляров ряски малой оказались уже малоэффективными: обнаружено лишь 2 цветущих растения. Все дальнейшие поиски, вплоть до 9 июля, были полностью безрезультатными.

Массовое цветение ряски малой в 1985 г. мы наблюдали только в одном из многочисленных водоемов, к тому же и прекратилось оно к концу июня. Это давало основание полагать, что наши наблюдения были начаты уже к концу периода цветения и что цветение ряски малой могло иметь место и в других водоемах, но срок этого цветения уже истек. Последнее казалось тем более вероятным, что как в «Визначнике рослин України» (1965), так и во «Флоре УРСР» (1950) датами цветения рясок отмечаются май и июнь.

В 1986 г. мы свои наблюдения повторили, начав поиски цветущих растений с 15 июня. Как и в 1985 г., цветущие экземпляры ряски малой были обнаружены только в третьей декаде июня, притом в значительно меньшем количестве по сравнению с предыдущим годом и опять-таки лишь в том же озерке, что и в 1985 г.

Объяснить столь узкую локализацию цветущей ряски малой мы пока не можем. Условия произрастания рясок во всех многочисленных водоемах вблизи лагеря «Лучки», казалось бы, совершенно одинаковые, водная поверхность их сплошь покрыта ряской, а вот цветение 2 года подряд наблюдалось только в одном водоеме.

ЛИТЕРАТУРА

Визначник рослин України. 2-е вид. Київ: Урожай, 1965. 877 с. — *Флора* УРСР. Т. 3. Київ: Изд-во АН УССР, 1950. 427 с.

Полтавский педагогический институт.

Получено 13 VIII 1986.

УДК 582.341 : 581.524.44 (470.22) Бот. журн., т. 72, № 6

Т. К. Юрковская

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ СФАГНОВЫХ СООБЩЕСТВ ААПА БОЛОТ КАРЕЛИИ

T. K. YURKOVSKAYA. ANALYSIS OF SOME SPHAGNUM COMMUNITIES OF AAPA MIRES IN KARELIA

Анализируется состав двух сфагновых формаций, наиболее широко распространенных на аапа болотах Карелии: Sphagneta papillosi и S. warnstorfii. Выделены 10 ассоциаций, из них в первой формации — 6, во второй — 4. Ассоциации различаются не только доминирующими видами, но также структурой их сообществ и постоянством сопутствующих видов.

Растительный покров аапа болот карельского типа разнообразен по структуре и видовому составу сообществ. Преобладающими, как и на всех болотах травяно-сфагново-гипнового класса, являются сфагновые сообщества на положительных элементах микрорельефа и травяные и травяно-гипновые в отрицательных.

Как установили карельские исследователи, сфагновые сообщества на аапа болотах самые молодые. Они возникли от 500 до 200 лет назад на аапа болотах северной Карелии (Елина, Кузнецов, 1981; Елина и др., 1984; Кузнецов, 1981а; Кузнецов, Елина, 1982), а на аапа болотах южно-карельского варианта, выделенного Г. А. Елиной (1977), массовое засфагнение гряд началось лишь 100 лет назад (Елина и др., 1984).

Сообщества формации Sphagneta papillosi (табл. 1) встречаются на грядах, образуют кочки и обширные ровные пространства (ковры). О. Л. Кузнецов (1981б) также указывает, что сообщества Sphagneta papillosi являются самыми распространенными среди сфагновых формаций на аапа болотах Карелии. Они приурочены не только к центральным частям их с грядово-мочажинным рельефом, но и к окраинам, имеющим ровный, кочковато-равнинный или равнинно-западинный микрорельеф. Высота гряд со *Sphagnum papillosum* Lindb. не превышает 25 (15—25), высота кочек — 10—15 см. Уровень грунтовой воды в меженный период в грядах стоит на 10—20 см ниже мохового покрова, а в сообществах кочек и ковра — на 5—15 см.

Эдификаторная роль *Sphagnum papillosum* хорошо выражена, но иногда она ослабевает под влиянием разрастания травяного или кустарничкового покрова, затенения довольно густым древостоем, либо в результате усиления евтрофикации или высокого стояния воды увеличивается участие в моховом покрове более евтрофных (*Sphagnum subfulvum* Sjörs, *S. warnstorfii* Russ.) или более влаголюбивых (*Sphagnum balticum* (Russ.) C. Jens., *S. fallax* (Klinngr.) Klinngr., *S. majus* (Russ.) C. Jens.) сфагнов. Преобладают травяно-сфагновые ассоциации с господством *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr., *Molinia caerulea* Moench, *Carex lasiocarpa* Ehrh. (табл. 1, № описаний 5—39), реже встречаются кустарничково-травяно-сфагновые с сосной (табл. 1, № 1—4).

Наиболее тесную связь со *Sphagnum papillosum* обнаруживают *Andromeda polifolia* L., *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata* L. — V класс константности. IV класс константности имеют *Betula nana* L., *Baeothryon cespitosum*, *Molinia caerulea*, *Oxycoccus palustris* Pers. и *Drosera rotundifolia* L. При этом лишь *Carex lasiocarpa*, самый активный вид в сообществах формации, имеет наивысшую константность, другие виды, эдификаторы в сообществах этой формации — ерник, молиния, пухонос дернистый, — входят в следующую группу (IV класс). Отметим, что активность *Betula nana* возрастает в северной части ареала карельских аапа болот; так, на аапа болотах Лоухского р-на, самого северного в Карелии, степень постоянства этого вида в сообществах Sphagneta papillosi повышается и достигает V класса (Юрковская, 1964). Число видов в сообществах Sphagneta papillosi колеблется от 8 до 26.

Кустарничково-травяно-сфагновая группа представлена одной ассоциацией: Betula nana—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 1—4).[1] В травяно-сфагновой группе выделены следующие ассоциации: Carex lasiocarpa—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 5—10), Molinia caerulea+Carex lasiocarpa—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 11—19), Baeothryon cespitosum—S. papillosum (табл. 1, № 20—25), Baeothryon cespitosum—Carex lasiocarpa—S. papillosum (табл. 1, № 26—31) и Baeothryon cespitosum—Molinia caerulea—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 32—36). *Molinia caerulea* редко является единственно господствующим видом в сообществах Sphagneta papillosi (табл. 1, № 38, 39), но в сочетании с *Baeothryon cespitosum* и *Betula nana* вместе с *Carex lasiocarpa* или без нее этот вид часто формирует полидоминантные фитоценозы. И именно фитоценозы не только с обилием *Molinia caerulea*, но и ее присутствием свойственны в европейской части СССР исключительно аапа болотам карельского типа, а в других типах болот травяно-сфагново-гипнового класса, к которому мы относим аапа болота (Юрковская, 1980), не встречаются. Выделенные ассоциации достаточно четко различаются не только доминирующими видами, но также структурой их сообществ и постоянством сопутствующих видов. Все ассоциации хорошо различаются и по среднему числу видов в сообществе (табл. 2).

---

[1] Выделение некоторых ассоциаций на основании небольшого числа описаний произведено в том случае, когда одноименные ассоциации описывались другими авторами, но без

Ассоциация Betula nana—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 1—4; табл. 2, № 1) характеризуется наиболее сложным вертикальным строением. Сосна и кустарники хотя и не формируют сомкнутого яруса, а лишь очень разреженный полог, или растут отдельными группами, но их средообразующее влияние несомненно. Именно с ними связано усиление роли вереска и других кустарничков в сообществах данной ассоциации. Под кронами сосны и можжевельника моховой покров обычно совсем отсутствует или образован не *Sphagnum papillosum*, а другими видами, например *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Sphagnum russowii* Warnst. Эту ассоциацию от всех других отличает высокая константность *Juniperus communis* L. (IV), который отсутствует в ассоциациях № 2, 4, 5, крайне редок в ассоциации № 6 и только в ассоциации № 3 класс константности этого вида (III) выше среднего (табл. 2). Но в ассоциации Betula nana — Sphagnum papillosum он является иногда даже соэдификатором в некоторых сообществах, тогда как в сообществах ассоциации Molinia caerulea+Carex lasiocarpa — S. papillosum (табл. 2, № 3) можжевельник встречается только единично. Кроме того, только в сообществах ассоциации № 1 встречаются ель и крушина. Лишь в ней константность 100 % имеет *Calluna vulgaris*, наиболее высокое значение ее у *Carex dioica* L. (IV). Хорошо дифференцирован по константности и моховой покров. Наиболее высокие показатели по сравнению с другими у видов *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum russowii*, *S. subfulvum* (табл. 2, № 1). Наибольшая видовая насыщенность отличает сообщества данной ассоциации, среднее число видов — 21.

Самой распространенной и характерной ассоциацией аапа болот Карелии является Molinia caerulea+Carex lasiocarpa—Sphagnum papillosum (Юрковская, 1959). Ее фитоценозы встречаются на невысоких грядах в грядово-мочажинном и грядово-озерковом комплексах многих аапа болот Карелии, Кольского п-ова и Финляндии. Гряды здесь 0.1—0.3 м выс., шириной 2—3 м. Уровень грунтовых вод высокий: вода стоит на 10—20 см ниже поверхности мохового покрова. Число видов в фитоценозах колеблется от 16 до 26 (табл. 1, № 11—19). Проективное покрытие высших растений составляет 50—65 %.

Первый ярус этой ассоциации состоит из *Carex lasiocarpa* и *Molinia caerulea*, высота его 40—60 см, часто в одном ярусе с ними растет *Equisetum fluviatile*, приблизительно такой же высоты достигает и *Betula nana*. Второй ярус сильно разрежен и состоит из кустарничков, мелких осок и низких трав: *Andromeda polifolia*, *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *B. cespitosum*, *Carex dioica*, *C. livida* (Wahl.) Willd., *Menyanthes trifoliata*. Высота этого яруса 15—20 см. По моховому ковру тянутся плети клюквы. Среди *Sphagnum papillosum* пятнами встречается *S. warnstorfii*, иногда *S. subfulvum*, изредка *S. russowii*. Эта ассоциация хорошо вычленяется среди всех и по значению константности целого ряда видов

списков их видового состава (Кузнецов, 1980; Елина и др., 1984), либо приводились сводные таблицы под тем или же другим названием (Благовещенский, 1936). Некоторые из них можно найти в таблицах синтаксонов, выделенных на иных принципах (Sjörs, 1948; Ruuhijärvi, 1960).

Видовой состав сообществ Sphagneta pap

№ п/п	Вид	№ опис																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	*Pinus sylvestris*	2	2	2	2	—	—	—	+	—	1	2	1	+	+	1	1	1	2	—
2	*Juniperus communis*	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	1	—
3	*Andromeda polifolia*	1	1	1	2	1	2	2	1	—	1	2	2	1	1	2	2	2	1	1
4	*Betula nana*	4	3	3	3	—	1	+	—	2	1	2	2	2	1	2	—	2	1	2
5	*Calluna vulgaris*	2	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1
6	*Chamaedaphne calyculata*	—	—	—	2	—	+	+	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
7	*Empetrum nigrum* s. l.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1
8	*Oxycoccus palustris*	1	2	1	2	1	2	2	1	+	1	2	2	1	2	2	1	2	—	2
9	*Molinia caerulea*	3	3	4	—	2	2	—	1	—	—	5	5	3	3	3	3	4	4	4
10	*Phragmites australis*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
11	*Baeothryon alpinum*	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	—	—	3	3
12	*B. cespitosum*	—	3	3	2	—	—	—	2	—	—	—	—	2	—	2	2	3	2	3
13	*Carex chordorrhiza*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	1	—	—
14	*C. dioica*	—	1	3	1	—	—	—	—	—	1	—	2	—	2	1	—	1	2	—
15	*C. lasiocarpa*	—	3	4	2	3	5	3	4	5	3	3	3	3	3	3	3	3	4	3
16	*C. limosa*	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1	1	—	1	—
17	*C. livida*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—
18	*C. pauciflora*	—	1	—	2	—	—	3	2	—	2	—	—	—	—	2	1	—	—	—
19	*C. rostrata*	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1
20	*Eriophorum polystachyon*	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—
21	*E. vaginatum*	—	—	—	1	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	2	2	—	—	—
22	*Drosera anglica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	*D. rotundifolia*	—	1	2	1	1	—	2	—	1	1	2	1	1	2	2	1	2	2	1
24	*Equisetum fluviatile*	—	1	2	—	1	—	—	—	+	—	—	2	1	2	—	1	2	2	2
25	*Juncus stygius*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	*Menyanthes trifoliata*	1	2	2	2	2	1	2	2	1	1	—	2	1	2	1	1	3	3	3
27	*Parnassia palustris*	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—
28	*Rhynchospora alba*	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	+	—	—	—	—	—
29	*Rubus chamaemorus*	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
30	*Scheuchzeria palustris*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
31	*Selaginella selaginoides*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	2	1
32	*Tofieldia pusilla*	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	1
33	*Trientalis europaea*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	1	1	2	1	1	1	1	—
34	*Aulacomnium palustre*	+	—	10	+	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	10	—
35	*Drepanocladus badius*	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36	*Sphagnum angustifolium*	—	—	—	20	—	—	10	5	—	10	—	—	40	5	—	—	—	—	—
37	*S. fuscum*	—	—	—	10	5	—	—	—	—	5	—	—	5	—	—	—	—	—	—
38	*S. papillosum*	40	80	50	50	80	70	50	80	100	80	90	60	55	80	70	60	70	60	45
39	*S. russowii*	5	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	—	—	—	—
40	*S. subfulvum*	5	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	30
41	*S. subsecundum*	—	—	10	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
42	*S. warnstorfii*	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	25	5	—	—	—	—	10	5
	Число видов	20	21	21	23	12	12	14	13	8	14	16	23	22	26	19	16	21	25	23

Виды, встречающиеся с постоянством менее 10 %. 43. *Betula pubescens* 1, 1; 13, +; 44.
1; 48. *Oxycoccus microcarpus* 2, 2; 23, 1; 49. *Vaccinium uliginosum* 4, 2; 50. *Carex echinata* 22,
54. *Calestania palustris* 37, 1; 55. *Comarum palustre* 35, 1; 37, 1; 56. *Dactylorhiza traunsteineri*
palustris 26, 1; 60. *Pinguicula vulgaris* 18, 2; 61. *Potentilla erecta* 2, 1; 22, 1; 35, 1; 62. *Soli*
65. *C. stellatum* 26, +; 66. *Drepanocladus aduncus* 29, +; 67. *D. fluitans* 6, 20; 14, 5; 68. *Hyl*
num balticum 39, 25; 72. *S. compactum* 2, 10; 73. *S. fallax* 7, 20; 12, 5; 74. *S. flexuosum* 26,
fluitans 19, +; 29, +; 78. *Mylia anomala* 18, 5; 79. *Scapania* sp. 19, +; 80. *Cladina arbuscula*

Примечание. 1. Для сосудистых растений указано обилие по шестибалльной шка
№ 43—81 после названия растения первая цифра указывает номер описания, вторая цифра
Карельского региона отмечены 3 вида, нечетко отличающиеся друг от друга (Раменская,
всего на аапа болотах Карелии это будет *Dactylorhiza incarnata*, но так как эти описания были
эти растения были определены. 5. *Двойными вертикальными линиями* разделены ассоциации,

ИЦА 1

losi на аапа болотах карельского типа

ния																				K, %
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	
1	—	1	—	—	—	1	1	—	+	—	1	—	1	1	—	—	—	+	1	59
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	20
2	1	—	1	1	1	1	1	—	2	2	1	1	3	1	1	—	1	—	—	84
1	1	1	—	—	1	1	2	—	1	—	1	—	—	1	1	1	1	2	2	76
—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1	28
—	—	—	—	—	1	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	1	—	—	—	—	—	+	—	1	—	—	—	—	—	—	+	—	15
2	2	1	1	+	1	—	2	—	1	2	1	2	—	2	1	2	1	—	—	79
—	—	2	—	—	—	1	2	2	+	1	1	3	3	3	3	3	3	5	4	76
—	—	3	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	—	12
3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1	—	2	2	—	33
3	3	4	2	5	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	4	3	2	—	—	71
—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	12
—	—	—	1	+	—	—	—	—	+	1	2	2	2	—	—	—	—	2	—	43
—	2	2	1	1	—	4	4	3	3	5	2	1	—	2	2	2	—	1	2	87
2	—	—	1	—	—	1	1	—	+	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	33
1	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	23
—	1	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	2	—	—	—	1	—	2	—	33
—	—	—	—	—	1	1	1	—	2	1	—	—	1	—	—	1	3	—	1	33
—	—	1	—	—	—	—	—	—	+	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	17
—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—	2	23
1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	12
1	1	—	1	+	1	—	1	—	1	2	1	2	2	2	2	1	2	2	1	79
1	1	—	1	1	—	2	1	1	+	—	—	—	1	1	1	1	—	1	—	56
1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	10
2	1	1	1	1	1	2	—	1	1	—	1	2	1	1	2	2	2	1	1	92
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	1	—	15
—	—	—	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	10
—	—	1	—	—	—	1	—	1	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	23
—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	1	2	—	—	1	—	—	—	—	25
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	25
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	17
—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	5	—	15	5	—	—	—	12
—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	5	17
90	90	75	100	100	85	30	90	50	50	85	60	90	50	70	40	50	85	80	60	100
—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	15	5	40	—	—	—	20
5	—	15	—	—	—	—	—	20	—	+	—	—	30	10	—	—	—	—	—	25
—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	10	—	35	—	—	—	—	15
5	—	15	—	—	—	10	—	—	—	+	5	—	+	—	—	—	—	—	—	28
17	12	19	16	9	13	21	16	10	25	13	20	15	21	18	20	19	18	19	14	

Picea fennica 1, +; 45. *Frangula alnus* 1, 1; 46. *Salix myrtilloides* 11, 1; 47. *Ledum palustre* 2, 1; 51. *C. vaginata* 38, 2; 39, 1; 52. *Eriophorum gracile* 23, 1; 53. *E. latifolium* 12, 1; 14, 1; 16, 1; 36, 1; 57. *Hammarbya paludosa* 14, 1; 58. *Orchis latifolia* [4] 31, 1; 32, 1; 59. *Pedicularis dago virgaurea* 13, +; 63. *Calliergon stramineum* 3, 5; 19, +; 64. *Campylium protensum* 18, 5; *ocomium splendens* 1, 15; 69. *Pleurozium schreberi* 1, 15; 70. *Polytrichum alpestre* 1, +; 71. *Sphag-* +; 75. *S. majus* 8, 5; 16, 40; 29, 20; 76. *S. nemoreum* 28, 10; 32, +; 38, +; 77. *Cladopodiella* 29, +; 81. *C. stellaris* 29, +.

ле, для мхов и лишайников — проективное покрытие, %. 2. *K* — константность. 3. У видов или знак «плюс» — обилие или покрытие. 4. В настоящее время на территории Кольско- 1983), которые, по мнению М. Л. Раменской, являются расами *Orchis latifolia* (№ 58). Скорее сделаны давно и гербарные экземпляры не сохранились, оставлено название, под которым названия которых даны в тексте. 6. *Жирным шрифтом* выделены доминанты.

ТАБЛИЦА 2

Значения классов константности видов в ассоциациях формации Sphagneta papillosi

№ п. п.	Вид	№ ассоциации 1	2	3	4	5	6	*K*
1	*Pinus sylvestris*	V	II	V	II	IV	II	III
2	*Juniperus communis*	IV	0	III	0	0	I	II
3	*Andromeda polifolia*	V	V	V	V	V	V	V
4	*Betula nana*	V	IV	V	IV	IV	IV	IV
5	*Calluna vulgaris*	V	0	II	I	I	I	II
6	*Chamaedaphne calyculata*	I	III	I	I	I	0	I
7	*Empetrum nigrum* s. l.	I	0	II	I	II	0	I
8	*Oxycoccus palustris*	V	V	V	V	IV	V	IV
9	*Molinia caerulea*	IV	III	V	I	V	V	IV
10	*Phragmites australis*	0	I	I	I	I	I	I
11	*Baeothryon alpinum*	I	0	III	III	0	IV	II
12	*B. cespitosum*	IV	I	IV	V	V	V	IV
13	*Carex chordorrhiza*	0	0	II	0	I	II	I
14	*C. dioica*	IV	I	III	II	III	II	III
15	*C. lasiocarpa*	IV	V	V	IV	V	IV	V
16	*C. limosa*	0	I	III	II	III	III	II
17	*C. livida*	0	0	III	II	I	I	II
18	*C. pauciflora*	III	III	II	I	II	II	II
19	*C. rostrata*	0	I	II	I	IV	III	II
20	*Eriophorum polystachyon*	0	I	II	I	II	0	I
21	*E. vaginatum*	I	II	II	0	I	II	I
22	*Comarum palustre*	0	0	0	0	0	II	I
23	*Drosera anglica*	0	0	0	III	0	II	I
24	*D. rotundifolia*	IV	IV	V	V	IV	V	IV
25	*Equisetum fluviatile*	III	II	IV	IV	IV	IV	III
26	*Juncus stygius*	0	0	0	I	I	II	I
27	*Menyanthes trifoliata*	V	V	V	V	IV	V	V
28	*Parnassia palustris*	I	0	II	0	I	0	I
29	*Rhynchospora alba*	0	I	II	0	0	II	I
30	*Rubus chamaemorus*	I	0	I	II	0	0	I
31	*Scheuchzeria palustris*	0	0	I	0	I	II	I
32	*Selaginella selaginoides*	0	0	III	I	II	II	II
33	*Tofieldia pusilla*	I	I	II	0	III	II	II
34	*Trientalis europaea*	0	I	V	0	0	I	II

№ п. п.	Вид	№ ассоциации						К
		1	2	3	4	5	6	
35	*Aulacomnium palustre*	$\boxed{\text{IV}}$	I	II	0	0	I	I
36	*Drepanocladus badius*	I	0	0	0	I	$\boxed{\text{III}}$	I
37	*Sphagnum angustifolium*	I	$\boxed{\text{III}}$	II	I	I	0	II
38	*S. fuscum*	I	II	I	0	II	0	II
39	*S. papillosum*	**V**	**V**	**V**	**V**	**V**	**V**	V
40	*S. russowii*	$\boxed{\text{III}}$	0	II	I	0	$\boxed{\text{IV}}$	II
41	*S. subfulvum*	$\boxed{\text{III}}$	0	II	II	II	II	II
42	*S. subsecundum*	$\boxed{\text{III}}$	0	I	0	I	II	I
43	*S. warnstorfii*	I	0	III	II	III	I	II
	Среднее число видов	21	12	19	15	17	18	

Примечание. Здесь и в табл. 4 жирным шрифтом выделены доминанты, а в рамках — виды, отличающиеся значениями классов константности. Названия ассоциаций для всех таблиц даны в тексте. *К* — здесь и в табл. 4 означает класс константности для всей совокупности проанализированных сообществ данной формации.

(табл. 2, № 3). В травяно-сфагновой группе только в ней сосна имеет максимальную константность (V) и иногда играет некоторую средообразующую роль. Высокую константность обнаруживает *Juniperus communis* (III), *Betula nana* (V). Наивысшее постоянство у *Trientalis europaea* (V), тогда как в остальных ассоциациях он отсутствует или обнаружен в одном фитоценозе. На один-два класса выше константность *Carex livida*, *Selaginella selaginoides* (L.) Link., *Parnassia palustris* L. Отличаются от других значения этого показателя у *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Carex rostrata* Stokes. Только в этой ассоциации отмечены *Salix myrtilloides* L., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Pinguicula vulgaris* L., *Solidago virgaurea* (табл. 1).

Ассоциация Carex lasiocarpa—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 5—10) также очень часто встречается на грядах этих болот. Географический ареал ее значительно шире, чем у ранее описанной. Она распространена на аапа болотах всей северной Европы, тогда как предыдущая восточнее Карелии отсутствует. Помимо господствующих видов, эта ассоциация выделяется среди всех других наиболее высоким значением константности *Chamaedaphne calyculata* (50 %), наиболее низким у *Carex dioica* (I) и *Equisetum fluviatile* (II) (табл. 2, № 2). В моховом покрове наиболее высокая константность у *Sphagnum angustifolium* (Russ.) C. Jens., а *S. subfulvum* и *S. warnstorfii* не отмечены. Ряд других видов (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Baeothryon cespitosum*, *Carex limosa* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl) в этой ассоциации имеет иные показатели константности, чем в остальных ассоциациях. Наличие *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench свидетельствует о том, что в Карелии в основном представлен восточный географический вариант этой ассоциации.

Ассоциация Baeothryon cespitosum—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 20—25) приурочена к наиболее низким грядам или их участкам, а также к плоским кочкам в грядово-топяных и топяно-озерковых комплексах. От других она отличается наиболее высокой константностью *Drosera anglica* Huds. (III) и наиболее низкой — *Molinia caerulea* (I). В ней еще ряд видов (*Carex livida*, *C. limosa*, *Eriophorum vaginatum* L., *Selaginella selaginoides*, *Rubus chamaemorus* L., *Sphagnum russowii*, *S. warnstorfii*) имеет иные, чем в других ассоциациях, значения константности (табл. 2, № 4). Данная ассоциация характерна не только для низких гряд аапа болот, но образует обширные ковры на переходных болотах в северной тайге европейской части СССР и на севере средней тайги и встречается вплоть до Урала. *Molinia caerulea* в ней, как и в других случаях, вовсе исчезает восточнее Кольско-Карельского региона.

Ассоциация Baeothryon cespitosum—Carex lasiocarpa—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 26—31) характеризуется довольно высоким постоянством сосны (IV), но в сообществах она встречается единично, имеет низкую жизненность и не играет средообразующей роли. Иные, чем в прочих ассоциациях, значения константности у *Oxycoccus palustris*, *Carex chordorrhiza* Ehrh. ex L., *Menyanthes trifoliata*, но резко отличаются по этому показателю 2 вида — *Carex rostrata* и *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. (табл. 2, № 5).

В ассоциации Baeothryon cespitosum—Molinia caerulea—Sphagnum papillosum (табл. 1, № 32—37) у *Baeothryon alpinum* (IV), *Carex rostrata*, *Drosera anglica*, *Juncus stygius* L., *Scheuchzeria palustris* L., константность превышает среднее для формации значение, а в моховом покрове это отмечается у *Drepanocladus badius* (Hartm.) Roth, *Sphagnum subsecundum* Nees, *S. russowii* (IV) (табл. 2, № 6). *Baeothryon alpinum* в травяном покрове и *Sphagnum russowii* в моховом и по обилию играют существенную роль в ряде сообществ (табл. 1, № 33, 34, 36, 37). Здесь присутствует *Comarum palustre* L. (II), не отмеченный в других ассоциациях.

Сообщества формации Sphagneta warnstorfii (табл. 3) встречаются на грядах, кочках и реже коврах аапа болот. Высота гряд и кочек, как и в случае со *Sphagnum papillosum*, не превышает 25 см. Уровень грунтовой воды колеблется от —6 до —25 см. Число видов в фитоценозах варьирует от 13 до 29.

Здесь преобладают ассоциации травяно-сфагновой группы с господством *Carex lasiocarpa*, *Molinia caerulea*, *Baeothryon alpinum*. Встречаются и фитоценозы кустарничково-травяно-сфагновой группы ассоциаций. По составу соэдификаторов сообщества Sphagneta warnstorfii очень близки сообществам Sphagneta papillosi. Но в число видов, имеющих наивысшее постоянство (V класс константности), попадает *Baeothryon alpinum*, который в формации Sphagneta papillosi имел низкое постоянство (III класс), а *B. cespitosum* встречается значительно реже (III класс), чем в Sphagneta papillosi (IV класс). Увеличилось присутствие и некоторых других видов, например *Parnassia palustris*, *Pedicularis palustris* L., *Tofieldia pusilla*, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.

В целом экологический оптимум этой формации, как и самого эдификатора *Sphagnum warnstorfii*, находится в евтрофных условиях, тогда как у *S. papillosum* — в мезотрофных (Максимов, 1980, 1982а, б). Недаром финские болотоведы объединяют сообщества со *S. warnstorfii* в одну группу с сообществами, в которых господствуют гипновые мхи, — группу «Braunmoore» (Ruuhijärvi, 1960). И на карельских аапа болотах этот вид нередко содоминирует с такими евтрофными бриевыми мхами, как *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens., *C. protensum* (Brid.) Kindb. (табл. 3, № 3, 13, 14, 18—22, 26), а в мезоевтрофных условиях значительное участие принимают *Sphagnum angustifolium* или *S. papillosum*, вытесняя *S. warnstorfii*.

Ассоциация Betula nana+Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii относится к кустарничково-травяно-сфагновой группе ассоциаций (табл. 3, № 1—4). Она характеризуется 100 %-м постоянством сосны и довольно значительным постоянством (III) березы и ели (табл. 4, № 1). Деревья, однако, не образуют даже полога, а встречаются единично; береза и особенно ель имеют очень низкую жизненность и низкий рост (не более 1.2 м). Только сосна в некоторых сообществах встречается рассеянно и достигает местами в высоту 3—4 м. В некоторых фитоценозах этой ассоциации существенна роль кустарников — крушины (III) и можжевельника (III). Высокая константность по сравнению с другими отмечена у кассандры. Только в этой ассоциации встречены *Salix myrtilloides* (III), *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb. (III), *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Aongstr. Ряд видов отсутствует только в этой ассоциации: *Carex dioica*, *C. livida*, *Eriophorum latifolium* Hoppe, *Rhynchospora alba*, *Tofieldia pusilla*. Все это виды светолюбивые, и их отсутствие связано несомненно с затенением.

Следующие 3 ассоциации мы относим к травяно-сфагновой группе. Среди них самой распространенной и характерной, особенно для аапа болот среднекарельского типа, является Molinia caerulea+Carex lasiocarpa—Sphagnum warns-

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав сообществ Sphagneta warnstorfii на аапа болотах карельского типа

№ п/п	Вид	№ описания																												К, %
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
1	*Betula pubescens*	1	1	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21
2	*Picea fennica*	1	+	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
3	*Pinus sylvestris*	2	2	1	1	—	—	1	1	+	1	—	+	2	2	1	—	1	2	2	1	—	—	—	—	+	1	—	1	67
4	*Frangula alnus*	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14
5	*Juniperus communis*	1	3	—	—	—	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	+	1	—	—	28
6	*Andromeda polifolia*	2	—	2	—	1	—	2	2	1	1	1	1	—	—	2	—	2	1	—	1	2	2	2	1	2	1	1	—	75
7	*Betula nana*	2	3	3	3	—	—	2	2	1	2	1	2	2	2	—	1	2	—	2	1	2	2	1	—	1	—	—	1	75
8	*Calluna vulgaris*	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	—	—	+	1	—	1	25
9	*Chamaedaphne calyculata*	2	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	14
10	*Empetrum nigrum* s. l.	3	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	10
11	*Oxycoccus palustris*	1	—	2	2	1	1	1	1	2	1	1	2	2	2	—	2	2	3	1	1	—	—	1	1	—	—	1	2	78
12	*Molinia caerulea*	3	4	—	—	2	1	3	3	3	3	3	3	4	4	—	—	—	—	1	3	2	—	3	3	4	5	3	4	75
13	*Phragmites australis*	2	3	—	—	—	1	—	2	2	2	2	—	—	—	+	2	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	2	46
14	*Baeothryon alpinum*	—	1	4	3	—	1	3	2	2	2	1	2	—	2	3	4	4	3	2	2	3	3	—	—	4	2	2	2	82
15	*B. caespitosum*	5	—	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	+	—	2	4	4	5	5	5	3	3	3	5	—	—	57
16	*Carex chordorrhiza*	+	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	2	25
17	*C. dioica*	—	—	—	—	2	—	—	—	—	3	—	—	—	—	+	—	1	—	—	1	1	1	1	—	1	—	—	—	32
18	*C. lasiocarpa*	4	2	5	5	5	3	4	4	5	4	3	3	3	3	3	3	5	5	5	5	2	2	1	—	2	2	—	—	89
19	*C. livida*	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	1	—	—	2	4	—	1	2	—	—	—	1	—	1	3	—	1	—	39
20	*C. pauciflora*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	2	1	1	2	—	—	—	—	—	21
21	*C. rostrata*	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	21
22	*Eriophorum latifolium*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	10
23	*E. polystachyon*	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	1	2	—	—	1	—	21
24	*Comarum palustre*	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	14
25	*Dactylorhiza traunsteineri*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
26	*Drosera anglica*	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
27	*D. rotundifolia*	2	2	—	2	2	—	2	—	2	2	1	1	1	1	2	1	3	—	1	2	2	1	1	1	2	2	1	3	85
28	*Equisetum fluviatile*	—	1	2	1	—	1	1	—	—	1	1	—	1	1	—	—	—	3	1	—	1	2	1	1	+	—	1	—	60
29	*Menyanthes trifoliata*	2	1	2	2	1	1	2	2	1	2	2	—	2	2	2	3	—	4	2	—	3	3	1	1	2	—	1	1	85

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	№ описания																												К, %
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
30	*Parnassia palustris*	—	—	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	18
31	*Pedicularis palustris*	1	—	—	—	1	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	3	25
32	*Rhynchospora alba*	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	2	—	1	—	25
33	*Scheuchzeria palustris*	—	—	—	—	—	+	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	1	—	21
34	*Selaginella selaginoides*	1	—	—	—	1	—	1	1	1	1	—	—	2	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	25
35	*Solidago virgaurea*	1	—	—	—	2	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	1	—	1	35
36	*Tofieldia pusilla*	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—	—	—	2	2	+	—	—	1	—	2	2	1	—	—	+	1	—	—	43
37	*Trientalis europaea*	1	1	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	21
38	*Aulacomnium palustre*	10	+	15	5	+	—	5	+	+	+	—	10	10	—	+	—	15	15	+	15	5	10	—	+	—	+	+	+	78
39	*Campylium protensum*	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45	45	—	—	—	40	30	—	25	15	—	—	—	—	—	—	25
40	*C. stellatum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	10	—	—	25	—	—	—	—	—	40	—	—	14
41	*Tomenthypnum nitens*	—	—	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	5	+	—	+	5	—	—	—	—	—	—	25
42	*Sphagnum angustifolium*	5	—	15	—	—	30	—	30	25	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	5	—	28
43	*S. centrale*	20	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	10
44	*S. contortum*	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	10
45	*S. fuscum*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	+	—	—	—	15	+	—	—	14
46	*S. magellanicum*	—	—	—	—	—	10	—	—	25	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	14
47	*S. papillosum*	—	—	10	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	35	35	35	—	35	—	25
48	*S. subsecundum*	—	—	—	35	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	5	5	—	—	10	—	—	—	—	—	—	18
49	*S. warnstorfii*	60	100	30	50	80	60	80	60	50	60	95	70	35	35	100	90	65	30	45	60	60	25	40	60	50	20	60	90	100
50	*Leiocolea rutheana*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10
	Число видов	29	21	18	15	18	14	19	22	22	27	14	20	18	18	18	13	21	17	24	26	20	25	16	19	29	25	19	17	

Виды, встречающиеся с постоянством менее 10 %: 51. *Ledum palustre* 1, 1; 52. *Salix myrtilloides* 1, 1; 2, 1; 53. *Festuca rubra* 20, 1; 54. *Carer echinata* 25, 1; 55. *C. flava* 16, 1; 56. *C. limosa* 22, 1; 25, 1; 57. *C. vaginata* 20, 1; 26, 1; 58. *Eriophorum gracile* 9, 1; 10, 1; 59. *E. vaginatum* 22, 1; 24, 2; 60. *Galium uliginosum* 12, 1; 61. *Hammarbya paludosa* 12, 1; 21, 1; 62. *Orchis latifolia* 5, 1; 20, 1; 63. *Potentilla erecta* 25, 1; 26, 1; 64. *Scutellaria galericulata* 25, 1; 26, 1; 65. *Viola uliginosa* 25, 1; 66. *Calliergon stramineum* 3, +; 4, +; 67. *Dicranum bergeri* 22, 5; 68. *Drepanocladus intermedius* 26, +; 69. *D. vernicosus* 20, +; 70. *Meesea triquetra* 3, +; 4, +; 71. *Mnium* sp. 14, 10; 72. *Pleurozium schreberi* 8, +; 72, +; 73. *Polytrichum alpestre* 8, +; 74. *Sphagnum balticum* 22, 5; 75. *S. platyphyllum* 19, 5; 22, 5, 76. *S. subtile* 10, 15; 77. *Mylia anomala* 14, +; 78. *Scapania* sp. 19, +; 22, +.

Примечание. Все обозначения, как в табл. 1.

ТАБЛИЦА 4

Значения классов константности видов в ассоциациях формации Sphagneta warnstorfii

№ п/п	Вид	№ ассоциации				К
		1	2	3	4	
1	*Betula pubescens*	III	I	II	0	II
2	*Picea fennica*	III	I	I	0	I
3	*Pinus sylvestris*	V	IV	IV	III	IV
4	*Frangula alnus*	III	I	0	0	I
5	*Juniperus communis*	III	II	I	II	II
6	*Salix myrtilloides*	III	0	0	0	I
7	*Andromeda polifolia*	III	IV	IV	V	IV
8	*Betula nana*	V	IV	IV	III	IV
9	*Calluna vulgaris*	I	I	II	III	II
10	*Chamaedaphne calyculata*	III	I	0	I	I
11	*Empetrum nigrum* s. l.	I	I	0	I	I
12	*Oxycoccus palustris*	IV	V	IV	IV	IV
13	*Molinia caerulea*	III	V	II	V	IV
14	*Phragmites australis*	III	III	II	III	III
15	*Baeothryon alpinum*	IV	IV	V	IV	V
16	*B. cespitosum*	IV	I	V	IV	III
17	*Carex chordorrhiza*	I	I	I	III	II
18	*C. dioica*	0	I	IV	II	II
19	*C. lasiocarpa*	V	V	V	III	V
20	*C. livida*	0	II	III	III	II
21	*C. pauciflora*	0	0	IV	I	II
22	*C. rostrata*	0	II	I	II	II
23	*Eriophorum latifolium*	0	I	I	I	I
24	*E. polystachyon*	0	I	II	III	II
25	*Comarum palustre*	I	I	I	0	I
26	*Dactylorhiza traunsteineri*	0	I	I	0	I
27	*Drosera anglica*	0	I	I	0	I
28	*D. rotundifolia*	IV	IV	V	V	V
29	*Equisetum fluviatile*	IV	III	III	IV	IV
30	*Menyanthes trifoliata*	V	V	IV	V	V
31	*Parnassia palustris*	0	II	0	II	I
32	*Pedicularis palustris*	I	II	I	II	II
33	*Potentilla erecta*	0	0	0	II	I
34	*Rhynchospora alba*	0	II	I	III	II
35	*Scheuchzeria palustris*	0	I	II	II	II
36	*Scutellaria galericulata*	0	0	0	II	I
37	*Selaginella selaginoides*	I	IV	I	I	II
38	*Solidago virgaurea*	I	III	I	III	II
39	*Tofieldia pusilla*	0	III	IV	II	III
40	*Trientalis europaea*	III	III	0	I	II

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

№ п/п	Вид	№ ассоциации				К
		1	2	3	4	
41	*Aulacomnium palustre*	V	IV	V	IV	IV
42	*Calliergon stramineum*	III	0	0	0	I
43	*Campylium protensum*	I	I	III	0	II
44	*C. stellatum*	I	0	III	I	I
45	*Meesia triquetra*	III	0	0	0	I
46	*Tomenthypnum nitens*	III	I	III	0	II
47	*Sphagnum angustifolium*	III	III	0	II	II
48	*S. centrale*	I	I	0	II	I
49	*S. contortum*	I	0	I	I	I
50	*S. fuscum*	0	0	II	II	I
51	*S. magellanicum*	0	II	0	I	I
52	*S. papillosum*	I	I	I	IV	II
53	*S. subsecundum*	I	I	II	0	I
54	*S. warnstorfii*	V	V	V	V	V
55	*Leiocolea rutheana*	0	I	II	0	I
	Среднее число видов	20	15	20	20	

torfii (табл. 3, № 5—14). Прежде (Юрковская, 1959) значительную часть ее мы относили к ассоциации Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii, придавая большее значение показателю обилия. В этой ассоциации, как и в последующих, уменьшается роль деревьев и кустарников, но все же в некоторых сообществах сосна имеет небольшое средообразующее значение. Среди других данная ассоциация (табл. 4, № 2) выделяется присутствием во многих сообществах *Selaginella selaginoides* (IV), в остальных этот вид относится к I классу константности. Столь же резко в сторону уменьшения отличается константность *Baeothryon cespitosum* (I). Другие показатели константности еще у ряда видов: *Betula pubescens*, *Frangula alnus* Mill., *Oxycoccus palustris*, *Carex dioica*, *C. livida*, *Eriophorum polystachyon* L., *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*, *Tofieldia pusilla*, а в моховом покрове — *Sphagnum magellanicum* Brid., *Leiocolea rutheana* (Limpr.) Müll. и у других.

В ассоциациях Baeothryon alpinum—Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii (табл. 3, № 15—22) и Baeothryon alpinum—Molinia caerulea—Sphagnum warnstorfii (табл. 3, № 23—28) еще более снижается роль деревьев и кустарников. В ассоциации Baeothryon alpinum—Molinia caerulea—Sphagnum warnstorfii отсутствуют береза и ель, у сосны константность ниже среднего значения ее для формации; в обеих ассоциациях нет крушины. Минимальное значение константности можжевельника в ассоциации Baeothryon alpinum—Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii, а в ассоциации Baeothryon alpinum—Molinia caerulea—Sphagnum warnstorfii — у *Betula nana*. Зато в обеих ассоциациях увеличилась константность вереска. В ярусе низких трав *Baeothryon alpinum* и *B. cespitosum* встречаются почти с одинаковым постоянством, причем преобладает то первый, то второй (табл. 3, № 15—28). Мы ввели в названия ассоциаций *B. alpinum* потому, что рассматриваем его как «характерный» вид для данной формации вообще и для этих ассоциаций в частности. Но обе эти ассоциации существенно отличаются друг от друга не только разницей в обилии и константности двух основных соэдификаторов — *Carex lasiocarpa* и *Molinia caerulea*, но также константностью ряда видов кустарничково-травяного покрова (табл. 4, № 3, 4). Особенно велики различия в значениях константности и покрытия некоторых видов мохового покрова. В ассоциации Baeothryon alpinum—Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii высший класс константности у *Aulacomnium palustre* (V), в ряде сообществ его покрытие достигает 15 % (табл. 3, № 17, 18, 20). В сообществах ассоциации Baeothryon alpinum—Molinia caerulea—Sphagnum warnstorfii этот вид встречается тоже часто (IV), но единичными экземплярами среди дернины *Sphagnum warnstorfii* (табл. 3, № 24—28). Наиболее показательны константность и покрытие *Campylium protensum*, который отсутствует в последней ассоциации, так же как *Tomenthypnum nitens*, тогда как в предыдущей они имеют III класс константности (табл. 4, № 3, 4). Покрытие *Campylium protensum* в ряде сообществ колеблется от 15 до 40 % (табл. 3, № 18, 19, 21, 22). В последней ассоциации велики постоянство (IV) и покрытие *Sphagnum papillosum*, тогда как в предыдущей ассоциации он встретился всего в одном сообществе.

Возвращаясь к характеристике выделенных ассоциаций, подчеркнем еще раз, что они хорошо разделяются не только доминирующими, но и большим набором сопутствующих видов. Константность ряда видов, среди них таких типичных для сфагновых гряд аапа болот, как *Carex dioica* и *Tofieldia pusilla*, четко различается во всех 4 ассоциациях (табл. 4). Например, у *Carex dioica* — 0—I—IV—II; у *Tofieldia pusilla* — 0—III—IV—II. Но следует обратить внимание на то, что по такому показателю, как среднее число видов в сообществе, оправдавшему себя как разделительный признак в предыдущей формации Sphagneta papillosi, в данной формации выделяется лишь ассоциация Molinia caerulea+Carex lasiocarpa—Sphagnum warnstorfii (среднее число видов в ней равно 15, в остальных оно 20).

Проведенный анализ не претендует на полноту, основная цель его — способствовать накоплению фактического материала для классификации растительности болот СССР. Выделенные ассоциации имеют региональный характер и, возможно, не все они сохранят свой ранг при анализе географически более широкого материала.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский Г. А. Эволюция растительного покрова болотного массива «1007-го км» у ст. Лоухи (Карелия). — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1936, вып. 3, с. 141—232. — *Елина Г. А.* Типы болот Шуйской равнины. — В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977, с. 5—19. — *Елина Г. А.*, *Кузнецов О. Л.* Радиохронология основных биостратиграфических рубежей торфяных отложений голоцена Карелии. — В кн.: Изотопные и геохимические методы в биологии и археологии: Тез. регион. совещ. Тарту, 1981, с. 33—36. — *Елина Г. А.*, *Кузнецов О. Л.*, *Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Кузнецов О. Л.* О развитии аапа болот в северной Карелии. — В кн.: Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 92—113. — *Кузнецов О. Л.* Возраст и динамика грядово-мочажинных комплексов аапа болот Карелии. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симпоз. Сыктывкар, 1981а, с. 299. — *Кузнецов О. Л.* Структура и динамика фаций аапа болот северной Карелии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Петрозаводск, 1981б. 22 с. — *Кузнецов О. Л.*, *Елина Г. А.* Болота северо-западной Карелии и история их формирования. — В кн.: Комплексные исследования растительности болот. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982, с. 13—29. — *Максимов А. И.* Об экологии некоторых сфагновых мхов Карелии. — В кн.: Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 135—155. — *Максимов А. И.* Новые сведения об экологии и распространении Sphagnum subfulvum в Карельской АССР. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 1, с. 104—106. — *Максимов А. И.* Фитоценотическое значение и экология некоторых сфагновых мхов Карелии. — В кн.: Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1982б, с. 1987—1995. — *Раменская М. Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с. — *Юрковская Т. К.* Краткий очерк растительности болот средней Карелии. — Тр. Карел. фил. АН СССР, 1959, вып. 15, с. 108—124. — *Юрковская Т. К.* Типы болот Лоухского района КАССР. — Учен. зап. Петрозавод. ун-та, 1964, т. 12, вып. 2, биол. науки, с. 34—71. — *Юрковская Т. К.* Болота. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 300—345. — *Ruuhijärvi R.* Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. — An. Bot. Soc. «Vanamo», 1960, t. 31, Hf 1, S. 1—360. — *Sjörs M.* Myrvegetation i Bergslagen. — Acta Phytogeogr. Suecica, 21, Uppsala, 1948. 229 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 VIII 1986.

УДК 581.9 (575.3)

Г. К. Кинзикаева

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ХРЕБТА ХОДЖАКАЗИАН (ЮЖНЫЙ ТАДЖИКИСТАН)

G. K. KINZIKAYEVA. SOME DATA ON FLORA AND VEGETATION OF KHODZHAKAZIAN MOUNTAIN RANGE (THE SOUTHERN TADJIKISTAN)

Дается характеристика флоры и растительного покрова изолированного хр. Ходжаказиан, расположенного в междуречье низовьев рек Вахш и Кафирниган в Южном Таджикистане. Выявлено 565 видов сосудистых растений, впервые анализируется состав флоры. Описываются основные флороценотипы и их распределение на хребте.

Хр. Ходжаказиан расположен в междуречье низовьев рек Вахш и Кафирниган на территории Кабадианского административного р-на (юго-восточные склоны его относятся к территории заповедника «Тигровая балка»). С востока, запада и юга он достаточно изолирован от других поднятий Афгано-Таджикской депрессии тремя крупными реками (Вахш, Кафирниган и Аму-Дарья), только на севере и северо-востоке плато Ялгызкак и небольшие разрозненные адыры связывают его с горой Кызымчек и хр. Актау.

Протяженность хребта вместе с горой Устымтау более 48 км, площадь около 30 тыс. га, наибольшая ширина около 10, наименьшая около 3 км. Максимальная высота 1634.6 м над ур. м. (вершина Койпиозтау). Западные и восточные склоны хребта очень скалисты, часто совершенно недоступны, особенно восточный склон гор Такакамар и Койпиозтау. Такая скалистость объясняется огромной мощностью палеогендатских известняков и характером тектоники этого района. «Все формы рельефа этой горной гряды подчиняются особенностям ее геологического строения . . . В структурном отношении хр. Ходжаказиан представляет собой антиклинальную складку меридионального простирания, усложненную серией разрывов, направленных преимущественно по простиранию толщ. На севере антиклиналь круто погружается, к югу погружение ее оси происходит постепенно» (Чихачев, 1959 : 545).

На хребте имеются несколько источников с горько-соленой водой, один из них дает начало речке Кутурбулак, вода которой местным населением используется для лечебных целей.

Климат хребта типичен для западной части Южно-Таджикской депрессии, т. е. сухой и жаркий. Сумма осадков в год на подгорных равнинах менее 200 мм, основная их масса выпадает в виде дождей в зимне-весенний период и очень мало — в виде снега. Средняя температура июля 32 °С, абсолютный максимум достигает 48 °С. Часты местные ветры под названием «афганец» (Владимирова, 1968).

Почвы на хр. Ходжаказиан представлены в основном сероземами (Леонтьева, 1968). На высоте 350—600 (700) м над ур. м. отмечаются светлые сероземы; местами, где грунтовые воды залегают близко, — солончаковые сероземы. У подножия хребта на юге и юго-западе развиты песчаные почвы, переходящие в пески Курджалакумы, а на юго-востоке — песчаные, переходящие в аллювиально-луговые.

Хр. Ходжаказиан входит в состав Вахшско-Кафирниганского подрайона Южно-Таджикистанского ботанико-географического района области Древнего Средиземья, в понимании М. Г. Попова (1927) и П. Н. Овчинникова (1971). На территории хр. Ходжаказиан проводились геоботанические работы и картирование в 1940 г. В. А. Никитиным и другими исследователями, в 1958 г. — Г. Т. Сидоренко и Е. И. Филатовым. Хребет посещали многие ботаники, имеются сборы растений с Ходжаказиана А. Э. Регеля, Е. Моррена, Р. Ю. Рожевица, П. Н. Овчинникова, В. А. Никитина, И. А. Темноева, В. И. Запрягаевой, Г. Т. Сидоренко, В. П. Бочанцева, С. Ю. Юнусова, А. А. Коннова и др. Их коллекции учитывали при составлении конспекта флоры хребта. Полевые работы мы проводили совместно с Т. Ф. Кочкаревой. В определении материала участвовали: злаковых — А. П. Чукавина, крестоцветных — С. Ю. Юнусов, астрагалов — М. Р. Расулова, луков — Р. В. Камелин, полыней — Н. С. Филатова.

Крупнейшие семейства флоры хр. Ходжаказиан

Семейство	Число видов	Процент от общего числа видов	Число родов	Процент от общего числа родов
1. *Compositae*	69	12.21	42	14.34
2. *Gramineae*	60	10.62	39	13.31
3. *Cruciferae*	57	10.88	33	11.26
4. *Leguminosae*	53	9.38	16	5.46
5. *Chenopodiaceae*	36	6.37	17	5.8
6. *Liliaceae*	32	5.66	7	2.4
7. *Boraginaceae*	26	4.61	12	4.1
8. *Caryophyllaceae*	23	4.07	14	4.8
9. *Labiatae*	19	3.36	12	4.1
10. *Ranunculaceae*	19	3.36	9	3.07
Всего в 10 семействах	394	69.73	201	68.64

В геоботанической части автор консультировался с Г. Т. Сидоренко, В. И. Запрягаевой и А. П. Чукавиной.

Во флоре хр. Ходжаказиан мы зарегистрировали 565 видов сосудистых растений. Они относятся к 293 родам и 56 семействам. Основное ядро составляют покрытосеменные — 560 видов или 99.1 %, только 5 видов (0.9 %) приходится на долю споровых и голосеменных; двудольных — 458 видов (81.1 %), т. е. почти в 4 раза больше, чем однодольных, насчитывающих 102 вида (18.1 %).

Флористическая пропорция для изучаемого хребта равна 1 : 5.2 : 10.1, т. е. среднее число родов в семействе равно 5.2, а видов — 10.1. Из 56 только 13 семейств имеют уровень видового и родового богатства выше среднего и насчитывают 435 видов, что составляет 77 % от всех видов, произрастающих на хр. Ходжаказиан; 43 семейства имеют уровень родового и видового богатства ниже среднего, из них семейств, включающих один род, — 25, или почти 8.5 %, а с одним видом — 17, или 5.8 %. Отсюда можно предположить, что примерно у четверти семейств в Средней Азии происходит активный процесс видообразования.

По наибольшему числу родов и видов в первую десятку входят следующие семейства (см. таблицу).

Ведущее место в спектре по богатству как видов, так и родов занимает сем. *Compositae*, что является типичным для флоры Древнего Средиземья и всей Голарктики в целом (Толмачев, 1957; Камелин, 1973; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1978; Стрижова, 1984; Денгубенко, 1984; Чукавина, 1985, и др.). Эти повторы справедливо подчеркивают, что роль видов данного семейства возрастает в открытых травяных мезоксерофитных ценозах. Только в альпийской флоре Гиссарского хр. оно находится на втором месте (Толмачев, 1957).

Сем. *Gramineae*, как и во многих флорах Древнего Средиземья, занимает второе место. Сем. *Cruciferae* — одно из характернейших семейств области Древнего Средиземья — на третьем месте. Сем. *Leguminosae*, обычно занимающее второе (Камелин, 1973; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1978) или третье (Стрижова, 1984; Чукавина, 1985) место во флоре Ходжаказиана, как и во флоре Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984), лишь на четвертом месте. На пятом месте — сем. *Chenopodiaceae*, в то время как в сравниваемых флорах (Камелин, 1973; Стрижова, 1984) оно не входит даже в первую десятку, а во флоре горы Ходжамумин (Чукавина, 1985) стоит только на десятом месте. Кроме того, во флоре хр. Ходжаказиан сравнительно высокое место (6-е) занимает сем. *Liliaceae*, представленное видами, специализированными к перенесению сухого и жаркого периода. Надо отметить, что в первую десятку в рассматриваемой флоре не вошли такие сравнительно мезофильные семейства, как *Umbelliferae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*. Все это свидетельствует о большей ксерофильности и даже опустыненности данной флоры.

Наиболее полиморфными родами во флоре Ходжаказиана являются *Astragalus* (27 видов), *Allium* (14), а также роды *Gagea*, *Salsola*, *Strigosella*, *Cousinia* (по 10). Как считает Камелин (1973), за исключением рода *Salsola*, это характерно для флор иранской группы горных провинций. Видовое разнообразие *Salsola* — признак опустыненности хребта.

Если учесть, что во флоре Ходжаказиана отмечаются прошибляковые элементы *Carex bucharica* Kük., *Arum korolkowii* Regel, *Gagea gageoides* (Zucc.) Vved., *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb., *Thalicthrum sultanabadense* Stapf., *Anemone tschernjaewii* Regel, *Shibateranthis longistipitata* (Regel) Nakai, *Primula fedtschenkoi* Regel, *Gentiana olivieri* Griseb. и другие, а также обнаруженные нами остатки арчовников из *Juniperus seravschanica* Kom. на труднодоступных склонах (Кинзикаева, Кочкарева, 1978), то можно предположить, что флора хребта в исторически недалеком прошлом была более мезофильной и богатой. Постепенно, по мере иссушения климата, с одной стороны, стали преобладать виды семейств *Gramineae*, *Cruciferae*, *Liliaceae*, приспособившиеся рано заканчивать свою вегетацию и тем самым избегать жаркого и сухого периода; с другой стороны, получили широкое развитие длительно-вегетирующие специализированные виды семейств *Chenopodiaceae*, *Boraginaceae* и др.

Анализ флоры хребта по биоморфам показал, что в составе ее преобладают однолетники — 324 вида (57 %), из них на долю эфемеров приходится 211 видов, бо́льшая часть которых относится к семействам *Cruciferae* (43 вида) и *Gramineae* (42); примерно 1/3 (103 вида) — длительно-вегетирующие. Многолетних трав и полукустарников — 196 видов или 34.5 %, среди них 46 геофитов, причем бо́льшая часть их относится к сем. *Liliaceae* (32 вида); кустарников — 42 вида и деревьев — 3 (всего 8 % от общего числа видов). Видов с весенним цветением — 108, с весенне-летним — 277.

Что касается географической структуры, то основное ядро флоры Ходжаказиана составляют виды с древнесредиземноморским типом ареала — 460 (81 %), из них 94 (16.6 %) — с восточно-древнесредиземноморским, 167 (26.1 %) — среднеазиатским и ирано-среднеазиатским, 22 (4 %) — памиро-алайским, 73 (13 %) — припянджским типами ареала, а 3 (0.5 %) — эндемики узколокальные, не выходящие за пределы Ходжаказиана. Видов с бореально-древнесредиземноморским типом ареала — 53 (9.4 %), с голарктическим — 25 (4.6 %), с плюрирегиональным — 16 (4.3 %). Таким образом, анализ флоры хр. Ходжаказиан, наиболее изолированного от других поднятий Южно-Таджикской депрессии, наглядно указывает на древнесредиземноморский характер ее становления.

Флора хр. Ходжаказиан содержит эндемичный монотипный род *Catenularia* из сем. *Cruciferae*, установленный Бочанцевым (1957), и эндемичные виды *Catenularia hedysaroides* Botsch., *Salsola pulvinata* Botsch. и *Silene stenantha* Ovcz.; последний вид описан Овчинниковым (1968), он близок к *S. plurifolia* Schischk. Из этих эндемиков *Salsola pulvinata* занесен в Красную книгу (1975) с указанием на необходимость выяснения состояния вида в природе и полную его охрану. До наших исследований этот вид был известен только с одного классического места — западного склона хр. Ходжаказиан в 10 км к востоку от г. Шаартуза, по сбору В. П. Бочанцева и Т. В. Егоровой от 23 V 1960. И только в октябре 1975 г. вместе с Бочанцевым нам удалось повторить сбор с классического местообитания. В 1976 г. мы выявили еще 3 популяции этого вида на горах Койпиозтау и Такакамар, а также на перевале Тешикташ (Кинзикаева, Кочкарева, 1977). Этот вид относится к секции *Malpigipila* Botsch., подсекции *Foliosae* Botsch., ближайшим родственным видом его является *Salsola persica* Bunge из северо-западного Ирана (Бочанцев, 1969).

Виды, произрастающие на хребте, представляют интерес как плодовые (фисташка), красивоцветущие (виды родов примула, тюльпан, ветреница, наголоватка, юнона и др.) и особенно как кормовые (виды семейств злаковых, бобовых; родов солянка, полынь и др.). На хр. Ходжаказиан происходит очень интенсивный выпас скота. Возможно, этим и объясняется большое число сорных и заносных видов в изучаемой флоре, таких как *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Sysimbrium irio* L., *Chrozophora hierosolymitana* Spreng., *Malva nicaeensis* All., *Anagallis arvensis* L., *Convolvulus arvensis* L., видов родов *Cuscuta*, *Orobanche*, *Aspe-*

rugo procumbens L., *Galium tricornutum* Dandy, *Sonchus asper* (L.) Hill., *Centaurea belangeriana* (DC.) Stapf, *Lactuca serriola* L., и многих других.

Растительный покров хр. Ходжаказиан весьма своеобразен. Основными флороценотипами, по классификации Овчинникова (1957, Овчинников и др., 1973), определяющими здесь вертикальную поясность растительности, являются низкотравные полусаванны и шибляк. Значительна доля в растительном покрове флороценотипов туранских пустынь псевдогаммадников, или растительности «пестроцветных гипсоносных толщ», меньше (в основном у подножий хребта) представлены «джангал» и галофитон, совсем фрагментарно в верхних частях хребта — трагакантники и арчовники.

Полусаванны низкотравные — сообщества мелких эфемероидных ксеромезофильных и теплолюбивых трав — осочки *Carex pachystilis* J. Gay и мятлика *Poa bulbosa* L., с большим участием эфемеров (виды родов *Vulpia*, *Bromus*, *Anisantha*, *Eremopyrum*, *Taeniatherum*, *Strigosella*, *Ceratocephalus*, *Trigonella*) и геофитов-эфемероидов (виды рода *Gagea*), длительно-вегетирующих однолетников (виды родов *Salsola*, *Heliotropium*, *Diarthron vesiculosum* (Frisch. et Mey. ex Kar. et Kir.) C. A. Mey., а также крупнотравья (*Alcea rhyticarpa* (Trautv.) Iljin, *Phlomis bucharica* Regel, *Cousinia polycephala* Rupr. и др.).

Сомкнутость в фитоценозах низкотравных полусаванн почти полная, высота растений 10—15 см, вегетация доминантов зимне-весенняя с летней депрессией роста и жизнедеятельности. По склонам северной и северо-западной экспозиций обычно преобладает мятлик, на склонах южной и юго-восточной экспозиций, а также на плакорных участках и водоразделах — осочка. Этот флороценотип на хр. Ходжаказиан, как и по всему южному Таджикистану, на высоте 350—600 (700) м над ур. м. определяет нижний пояс растительности.

«Джангаловые» сообщества, изредка встречающиеся в этом поясе, слагаются из растений, приспособленных к жизни на песках, прежде всего из ксерофильных теплолюбивых кустарников, иногда древовидной формы: саксаула *Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. et Buhse, солянки *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., чогона *Halothamnus psammophilus* Botsch., джузгуна *Calligonum rubens* Mattei, *C. setosum* (Litv.) Litv., а также *Ammothamnus lehmannii* Bunge, *Astragalus excedens* M. Pop. et Kult. В сложении сообществ участвуют многолетние травы — *Stipagrostis plumosa* (L.) Munro ex T. Anders, *Astenatherum forsskalii* (Vahl) Nevski, *Carex physodes* Bieb.; однолетники — *Astragalus ophiocarpus* Benth. ex Bunge, *Erodium oxyrrhynchum* Bieb., *E. malacoides* (L.) L'Her., *Senecio subdentatus* Ledeb. и др.

Сомкнутость фитоценозов «джангалов» незначительна, высота растений 1-го яруса 1—3 м, вегетация растений-доминантов весенне-летне-осенняя, с зимней депрессией роста. Заросли «джангалов» отмечаются по песчаным субстратам в закрытых саях южной части хр. Ходжаказиан, узкой полосой у подножия юго-западного склона, отдельными пятнами у подножия северо-восточной оконечности и только в нижнем поясе.

Галофитон — тип растительности, образованный разреженными сообществами теплолюбивых галофильных кустарников *Tamarix hispida* Willd., *Lycium ruthenicum* Murr. и полукустарников *Salsola dendroides* Pall., *Seidlizia rosmarinus* (Ehrh.) Bunge с участием одно- и многолетних трав, способных выносить засоление (*Cressa cretica* L., *Limonium reniforme* (Girard) Lincz., *Climacoptera transoxana* (Iljin) Botsch., *Halocharis hispida* (C. A. Mey.) Bunge и др.). Сомкнутость незначительная, вегетация летняя, летне-осенняя, произрастают на сильнозасоленных временно с достаточным увлажнением почвах.

Галофитон хорошо представлен у подножия восточного склона к югу от горы Такакамар, на самом хребте отмечается по ущельям Кутурбулак, Найзабулак, у родников, в понижениях рельефа. Здесь же отмечаются элементы так называемых чальников (Овчинников и др., 1973) — *Alhagi canescens* (Regel) Shap., *Lagonychium farctum* (Banks et Soland.) Bobr.

Псевдогаммадники, или растительность «пестроцветных гипсоносных толщ», представлены группировками ксерофильных теплолюбивых трав: *Chesniella gracilis* Boriss., *Scrophularia glabella* Botsch., *Gamanthus commixtus* Bunge, *Crambe gordjaginii* Spryg. et M. Pop., *Spryginia falcata* Botsch., *Allium ophiophyllum* Vved., *Polytaxis winkleri* Iljin, *Medicago lanigera* C. Winkl. ex B. Fedtsch., *Juno narbutii* (O. Fedtsch.) Vved., *Rhinopetalum karelinii* Fisch. ex Alexand. Особо необходимо отметить группировки *Heliotropium pilaeformis* Czuk., *Capparis rosanoviana* B. Fedtsch. и *Cleome fimbriata* Vicary. Иногда в них участвуют единичные кустарники *Zygophyllum gontscharovii* Boriss. и *Hammada leptoclada* (M. Pop. ex Iljin) Iljin. Сомкнутость незначительная, высота растений 10—30 (80) см, вегетация летняя.

Группировки растительности «пестроцветных гипсоносных толщ» на хр. Ходжаказиан довольно хорошо выражены в ущельях Найзабулак, Дагана, Кутурбулак, в предгорье северного и восточного склонов горы Устымтау и небольшими пятнами — на гребнях адыров и выветренных полуразрушенных известняках.

Пустыни — тип растительности, сложенной мезотермными и эвритермными ксерофильными полукустарниками, образующими открытые ассоциации летне-осеннего развития. На хр. Ходжаказиан пустыни древнесредиземного типа сложены теплолюбивыми *Artemisia prasina* Krasch. ex Poljak., *A. scotina* Nevski, *A. turanica* Krasch., *Hammada leptoclada*, *Salsola orientalis* S. G. Gmel., *S. arbusculiformis* Drob. В сложении участвуют травы *Phlomis bucharica*, *Stipa hohenackerana* Trin. et Rupr., *Anemone baissunensis* Juz. ex Scharipova, *Primula fedtschenkoi*, *Onobrychis micrantha* Schrenk, *O. pulchella* Schrenk, *Ranunculus sewerzowii* Regel, *Allium griffithianum* Boiss., *Scorzonera circumflexa* Krasch. et Lipsch. Сюда же мы относим группировки оригинального узкоэндемичного вида *Salsola pulvinata*, приуроченные к выходам известняков. Сомкнутость пустынных группировок на хребте значительная, высота растений 20—50 см, вегетация летняя, летне-осенняя. Пустыни — один из трех основных флороценотипов после шибляка и мятликово-осочковых полусаванн. На хр. Ходжаказиан полынники распространены главным образом в поясе шибляка, занимая площади на выровненных плато и склонах гор, где когда-то, по всей вероятности, были фисташники. Только группировки из *Artemisia turanica* и *Hammada leptoclada* с участием эфемеров и эфемероидов небольшими пятнами встречаются в нижнем поясе, на Устымтау, западном склоне хребта на широте Шаартуза. Различаются солянковые, фломисовые и разнотравно-дерновинно-злаковые полынники.

Шибляк, или гемиксерофитное редколесье, — тип растительности, весьма характерный для области Древнего Средиземья, в исследуемом районе занимает господствующее положение и определяет верхний пояс на высотах (600) 700—1600 м над ур. м. Эдификаторами сообществ являются *Pistacia vera* L., *Amygdalus spinosissima* Bunge, *Zygophyllum gontscharovii*, а в полидоминантных зарослях также *Sageretia thea* (Osbeck) M. C. Johnst., *Rhamnus baldschuanica* Grub., *Cerasus verrucosa* (Franch.) Nevski, *C. erythrocarpa* Nevski.

Фисташники на хребте встречаются на высоте (600) 700—1400 м над ур. м. Помимо массива к югу от ущелья Кутурбулак, фисташники (довольно неплохие) имеются в центральной пригребневой части восточного и западного склонов и на юго-западном склоне горы Койпиозтау. Небольшие заросли фисташки отмечаются и на восточном склоне этой горы. На хр. Ходжаказиан наиболее широко распространены полынные, фломисовые, эфемеровые, осочковые фисташники. Как указывает Запрягаева (1976), здесь представлены в своем типичном выражении опустыненные фисташники с полынью и эфемерами, характерные для южной полосы Средней Азии. В сложении фисташников на Ходжаказиане участвуют кустарники *Amygdalus spinosissima*, *Zygophyllum gontscharovii*, *Ephedra kokanica* Regel, *E. intermedia* Schrenk et Mey.; полукустарники и многолетние травы *Artemisia prasina*, *A. scotina*, *A. stenocephala* Krasch. ex Poljak., *Phlomis bucharica*, *Carex bucharica*, *Ferula tadshikorum* M. Pimen., *Gagea gageoides*, *Leontice ewersmannii* (Bunge) Coode, *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir., *Anemone tschernjaewii*; однолетники *Bromus oxyodon* Schrenk, *Hordeum spontaneum* C. Koch, *Buchingera axillaris* Boiss., *Roemeria refracta* DC., *Papaver pavoninum* Schrenk и др.

Бодомчевники (*Amygdalus spinosissima*) образуют небольшие группировки, обычно заменяя фисташники на выходах коренных пород, по сухим тальвегам, на высотах 500—1500 м над ур. м. Граница бодомчевников проходит по южному перевалу Тешикташ; к югу от этого перевала бодомча нами не встречена. К бодомчевникам приурочены кустарники *Cerasus verrucosa*, *C. erythrocarpa*, *Sageretia thea*, *Rhamnus baldschuanica*; многолетние травы *Scrophularia kabadianensis*

B. Fedtsch., *Neogaillonia inopinata* (Lincz.) Lincz., *Gontscharovia popovii* (B. Fedtsch. et Gontsch.) Boriss., *Tulipa prolongata* Vved.; однолетники — *Aegilops triuncialis* L., *Avena fatua* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Astragalus rytilobus* Bunge, *Haplophyllum acutifolium* (DC.) G. Don.

Наиболее широко из формаций шибляка распространены парнолистниковые из *Zygophyllum gontscharovii*. Они характерны для всего района исследования в пределах высот 400—1300 (1600) м над ур. м. Различаются эфемеровые, эфемероидные, полынные, гаммадовые, бодомчевые парнолистники. Из эфемеров в них участвуют *Bromus danthoniae* Trin., *B. oxyodon*, *Vulpia persica* (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr., *Trachynia distachya* (L.) Link.; многочисленные эфемероиды *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*, *Gagea pseudoreticulata* Vved., *Tulipa turkestanica* (Regel) Regel; ксерофильные полукустарники *Halothamnus auricula* (Moq.) Botsch., *Hammada leptoclada*, *Artemisia prasina*.

Полидоминантные разреженные ксерофильно-мелкокустарниковые группировки отмечаются в пригребневой части, по скалам, осыпям. Они слагаются из *Sageretia thea*, *Cerasus verrucosa*, *C. erythrocarpa*, *Zygophyllum gontscharovii*, *Hammada leptoclada*, травянистых геофитов — *Galagania fragrantissima* Lipsky, *Neopaulia ovczinnikovii* (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov и др.

Трагакантовая растительность на хр. Ходжаказиан также представлена фрагментарно на восточном склоне гор Койпиозтау и Такакамар на высоте 1050—1500 м над ур. м. группировками из *Tragacantha devia* Boriss., *Acantholimon afanassievii* Lincz., *Cousinia albertoregelia* C. Winkl., *Polygonum pulvinatum* Kom. и др.

Арчовники являются одной из самых характерных формаций лесной растительности области Древнего Средиземья, в частности Памиро-Алая. На хр. Ходжаказиан термофильные арчовники из *Juniperus seravschanica* представлены только фрагментарно, в виде небольшой рощицы, насчитывающей 74 деревца, на труднодоступном восточном склоне Койпиозтау на высоте 900—1300 м над ур. м. Элементы арчовников (2 деревца) имеются также на труднодоступном карнизе центральной гряды хребта с геодезическим знаком на вершине с отметкой «1300 м». Еще одно деревце арчи имеется на вершине горы Такакамар. Это самая южная точка в ареале зеравшанской арчи на Памиро-Алае (Кинзикаева, Кочкарева, 1978). Арче сопутствуют кустарники *Rhamnus baldschuanica*, *Cerasus verrucosa*, *Celtis caucasica* Willd., *Rosa maracandica* Bunge, *Ephedra kokanica*, *E. intermedia*, *Atraphaxis spinosa* L. и травы *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Anisantha tectorum*, *Thalictrum sultanabadense*, *T. isopyroides* C. A. Mey., *Shibateranthis longistipitata*, *Solenanthus turkestanica* (Regel et Schmalh.) Kusn., *Silene stenantha*, *Gentiana olivieri*, *Ixiolirion tataricum*.

В отличие от описанных Запрягаевой (1976) из Газимайлика и других более северных хребтов осочково-мятликово-эфемеровых караарчовников с ксерофильными видами в арчовниках на хр. Ходжаказиан полностью отсутствуют мелколистные клены, груша и более мезофильные кустарники (шиповник, жимолость, спирея), именно поэтому эти арчовники следует относить к самому крайнему экологическому ряду термофильных арчовников. Можно предположить, что арчовники на хр. Ходжаказиан были распространены гораздо шире, сокращение их связано, по-видимому, с постоянным воздействием антропогенных факторов (вырубка, пожары, интенсивный выпас скота). Свидетельством тому является тот факт, что арча сохранилась лишь на труднодоступных склонах хребта.

Таким образом, растительный покров хр. Ходжаказиан своеобразен, флора и растительность этого хребта хорошо отличаются от растительности других поднятий Южно-Таджикской депрессии, в частности горы Ходжамумин. На хр. Ходжаказиан, хотя его абсолютная высота и больше (1600 м), чем горы Ходжамумин (1300 м), совершенно отсутствуют элементы чернолесья; шибляк здесь представлен ксерофильными вариантами. Растительность хр. Ходжаказиан более близка к растительности хр. Арыктау в основном флороценотипами, определяющими нижний пояс: низкотравные полусаванны, пустыни и псевдогаммадники; хорошо отличается особенным богатством шибляка.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. Новый род и вид из сем. Крестоцветных. — Бот. мат. Герб. БИН АН СССР, 1957, т. 18, с. 101—103. — *Бочанцев В. П. Malpigipila* Botsch. — новая секция рода *Salsola.* — Новости сист. высш. раст., 1969, т. 6, с. 45—62. — *Денгубенко А. В.* Флора юго-западной оконечности Шугнанского хребта и ее географические связи: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Душанбе, 1984. 20 с. — *Запрягаева В. И.* Лесные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976. 394 с. — *Владимирова В. Н.* Климат. — В кн.: Атлас Таджикской ССР. Душанбе; М.: ГУГК, 1968, с. 58—60. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии: Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Кинзикаева Г. К., Кочкарева Т. Ф.* О редких и новых для флоры Таджикистана растениях. — Докл. АН ТаджССР, 1977, т. 20, № 5, с. 58—60. — *Кинзикаева Г. К., Кочкарева Т. Ф.* О новом местонахождении можжевельника зеравшанского — *Juniperus seravschanica* Kom. — Докл. АН ТаджССР, 1978, т. 21, № 1, с. 58—59. — *Красная* книга / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Леонтьева Р. С.* Почвы. — В кн.: Атлас Таджикской ССР. Душанбе; М.: ГУГК, 1968, с. 93—96. — *Овчинников П. Н.* Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 9—20. — *Овчинников П. Н. Silene stenantha* Ovcz. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 3. Л.: Наука, 1968, с. 656. — *Овчинников П. Н.* Флора и растительность ущелья р. Варзоб. — В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971, с. 396—447. — *Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т., Калеткина Н. Г.* Растительность Памиро-Алая. Душанбе: Дониш, 1973. 49 с. — *Попов М. Г.* Основные черты истории и развития флоры Средней Азии. — Бюл. САГУ, 1927, № 15, с. 239—290. — *Стрижова Т. Г.* Высокогорная флора хребта Петра I. — В кн.: Природные ресурсы и заповедный фонд Таджикистана. 1. Душанбе: Дониш, 1984, с. 80—128. — *Толмачев А. И.* Об альпийской флоре Гиссарского хр. — Тр. МОИП. Нов. сер., 1957, т. 4. (44), с. 142—167. — *Чихачев П. К.* Тектоника Юго-Западного Таджикистана. — В кн.: Геология СССР. Т. 24. Ч. 1. Таджикская ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 515—548. — *Чукавина А. П.* Особенности флоры и растительности горы Ходжамумин Южно-Таджикской депрессии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 624—632. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П.* Очерк флоры и растительности Ялтинского горно-лесного государственного заповедника. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1430—1439.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 21 VIII 1986.

УДК 581.526.42 (924.5)

Бот. журн., т. 72, № 6

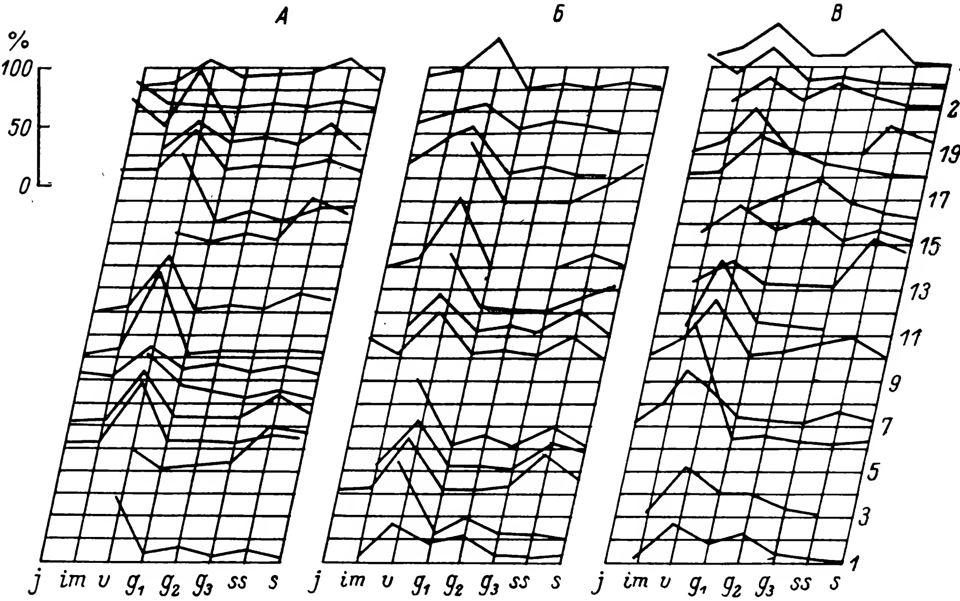
Г. М. Слободян

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КАРПАТСКИХ ЧЕРНИЧНИКОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

G. M. SLOBODYAN. STRUCTURAL CHANGES OF THE CARPATHIANS BILBERRY STANDS UNDER THE INFLUENCE OF ANTHROPOGENIC FACTORS

Популяционно-онтогенетическим методом исследовано влияние режимов заповедания и выпаса на видовой состав и структуру популяций черничников в Карпатах.

Ареал черники *Vaccinium myrtillus* охватывает всю бореальную зону Евразии и Северной Америки. В Карпатах сообщества *V. myrtillus* встречаются во всех высотных поясах растительности — от широколиственных дубовых лесов предгорий до альпийских лугов. Однако наибольшие площади черничников находятся в поясе еловых лесов на вырубках и полянах и в субальпийском поясе, где они формируются на месте уничтоженных еловых лесов и сосновых криволесий. Послелесные черничники — вторичные по своему происхождению. В результате интенсивных антропогенных воздействий (преимущественно выпаса) они сменяются плотнодерновинными формациями белоуса торчащего *Nardus stricta* и луговика дернистого *Deschampsia cespitosa.* Режим заповедания в послелесных черничниках способствует демутационным процессам, ведущим к вос-



Возрастные спектры ценопопуляций карпатских черничников.

А — *Myrtilletum hylocomiosum*, *Б* — *Myrtilletum deschampsiosum*, *В* — *Myrtilletum uliginosum*; *1* — *Anthoxanthum alpinum*, *2* — *Calamagrostis villosa*, *3* — *Campanula abietina*, *4* — *Carex sempervirens*, *5* — *Deschampsia cespitosa*, *6* — *Festuca picta*, *7* — *F. supina*, *8* — *Helictotrichon versicolor*, *9* — *Hieracium alpinum*, *10* — *Homogyne alpina*, *11* — *Hypericum alpigenum*, *12* — *Luzula luzuloides*, *13* — *L. sudetica*, *14* — *L. sylvatica*, *15* — *Nardus stricta*, *16* — *Parageum montanum*, *17* — *Poa chaixii*, *18* — *Potentilla aurea*, *19* — *Vaccinium vitis-idaea*, *20* — *Rumex carpaticus*, *21* — *Soldanella hungarica*, *22* — *Vaccinium myrtillus*, *23* — *V. uliginosum*. *j* — ювенильные, *v* — виргинильные, *im* — имматурные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — средневозрастные генеративные, g_3 — старые генеративные, *ss* — субсенильные, *s* — сенильные особи.

становлению еловых лесов. Среди вторичных ценозов Украинских Карпат послелесные черничники занимают по площади одно из первых мест.

В связи с широким распространением черничников их изучали многие исследователи (Deyl, 1940; Pawlowski, Walas, 1949; Бережной, 1964, и др.). Ценопопуляционный подход к исследованию черничников был применен совсем недавно (Климишин, Слободян, 1983; Слободян, 1984). В работе мы использовали популяционно-онтогенетический метод (Работнов, 1950; Рысин, Рысина, 1966; Уранов, 1967, 1975; Малиновский и др., 1982). Провели сравнительное изучение возрастной структуры популяций основных компонентов черничников в заповедном режиме и черничников, подвергшихся длительному бессистемному пастбищному использованию, на сопредельной с заповедником территории в Черногоре. Изучали следующие признаки: видовой состав, продуктивность, возрастную структуру и жизненность ценопопуляций, способы и интенсивность размножения. Изучаемые сообщества территориально сближены, расположены на склонах северо-восточной экспозиции на высоте 1350—1450 м над ур. м. и близки по видовому составу.

В заповедном сообществе — черничнике гилокомиевом — 64 % исследованных ценопопуляций имеют полный возрастной спектр. По классификации Т. А. Работнова (1950), все ценопопуляции относятся к нормальному типу, кроме ценопопуляции *Rumex carpaticus*, которая принадлежит к инвазионному типу и состоит только из прегенеративных особей. У 77 % ценопопуляций нормального типа абсолютный максимум в возрастном спектре приходится на группу молодых вегетативных особей. Наличие в составе большинства ценопопуляций значительного количества субсенильных особей обусловливает в возрастном спектре второй максимум (см. рисунок). Ценопопуляции *Deschampsia cespitosa*, *Nardus stricta*, *V. myrtillus* относятся к старым нормальным ценопопуляциям. В данном сообществе самоподдержание ценопопуляций осуществляется в основном вегетативным путем, хотя у многих из них активно происходит и генеративное размножение, о чем свидетельствует наличие подроста семенного происхождения и значительного количества генеративных особей.

В условиях заповедания высокую плотность (более 100 шт/м^2) имеют ценопопуляции *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Festuca supina*, *Homogyne alpina*. Средняя плотность (от 10 до 100) у ценопопуляций *Festuca picta*, *Soldanella hungarica*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum alpinum*, *Deschampsia cespitosa*, *Luzula luzuloides*. Плотность ценопопуляций остальных видов низкая. В данном фитоценозе выявлены пары видов одной биоморфы с однотипными возрастными спектрами. Так, кустарнички *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea* и плотнодерновинные злаки *Festuca supina* и *Deschampsia cespitosa* имеют сходный возрастной спектр.

Состояние ценопопуляции *V. myrtillus*, которая является эдификатором сообщества, определяет роль в фитоценозе других компонентов. В черничнике гилокомиевом ценопопуляция *V. myrtillus* нормального типа, полночленная, старая, имеет два максимума в возрастном спектре. Абсолютный максимум составляют субсенильные особи (26.6 %). Второй максимум приходится на виргинильную группу особей (23.6 %). Это свидетельствует об активном возобновлении ценопопуляции в результате вегетативного размножения. Значительное число генеративных особей (37 %), продуцирующих большое количество семян (4050—7400 шт/м^2), и наличие подроста указывают на существенную роль генеративного возобновления черники. Основу общего запаса надземной фитомассы ценопопуляции составляют генеративные особи (58.4 %), а фитомасса виргинильных и стареющих особей почти одинаковая (19.3 и 18.8 %).

В сообществах черничников луговикового и голубичного под влиянием выпаса выпадает *Hieracium alpinum*, а у черничника луговикового — еще и *Vaccinium vitis-idaea*, и некоторые виды разнотравья (см. рисунок). При этом отмечено появление в них *Carex sempervirens*, *Calamagrostis villosa*. Продуктивность черничников в данном режиме уменьшается в 1.4 раза. Кроме эдификатора *V. myrtillus*, общими для всех трех изучаемых сообществ являются *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca picta*, *Homogyne alpina*, *Potentilla aurea*. У ценопопуляций этих видов структура возрастных спектров сходная, максимум в возрастном спектре приходится на виргинильную группу особей. Стабильность возрастного состава данных ценопопуляций в черничнике луговиковом и черничнике голубичном указывает на их устойчивость к умеренному выпасу. В результате выпаса на территории, где находятся сообщества, образовалась сеть скотопрогонных тропинок. Это привело к уменьшению численности ценопопуляций доминанта ценоза *V. myrtillus* в 2.8 раза. Численность *Anthoxanthum alpinum* в черничнике луговиковом незначительно изменилась, а в черничнике голубичном возросла в 8.9 раза. *Homogyne alpina* в выпасаемых сообществах уменьшилась в 2.8 раза, а *Festuca picta* и *Potentilla aurea* возросла в 4.8 и 9.1 раза соответственно. Эти данные отражают изменения взаимоотношений между видами, слагающими ценоз, которые наступили в результате изменения под влиянием выпаса фитоценотических условий. Определенные изменения произошли в составе ценопопуляции *V. myrtillus*. В результате выпаса абсолютный максимум в ее возрастном спектре сместился с группы субсенильных растений на группу молодых вегетативных особей. Произошло омоложение ценопопуляции. В черничниках луговиковом и голубичном возросла интенсивность вегетативного размножения, что привело к омоложению большинства ценопопуляций. На долю подроста (*j*, *im*) здесь приходится 17.3 % от общей численности ценопопуляций.

Видовое разнообразие сообществ тесно коррелирует с особенностями биоморф доминанта. Под воздействием выпаса особи *V. myrtillus* концентрируются в обособленных куртинах, в которых резко увеличивается напряженность фитогенного поля. Это в свою очередь подавляет развитие в них других растений. Общая численность фитоценотических единиц в черничниках луговиковом и голубичном соответственно в 1.9 и 1.3 раза меньше, чем в заповедном, что связано главным образом с вытаптыванием и образованием куртин *V. myrtillus*. Вместе с тем при чрезмерном выпасе на 65.6 % снижается урожай ягод *V. myrtillus*. У большинства ценопопуляций (*V. myrtillus*, *Homogyne alpina* и др.) под воздействием выпаса уменьшается роль генеративного размножения. На долю генеративных особей в черничниках гилокомиевом, луговиковом и голубичном приходится соответственно 27.1, 23.4 и 12.2 % от общей численности особей в ценозах.

Черничники представляют малоценные кормовые угодья и должны быть заменены лесными фитоценозами путем их рекультивации или поддержанием процессов демутации. В равнинных условиях урожай ягод черники 0.4—0.5 ц/га (Шабарова, 1972) является предельным, а в послелесных черничниках Карпат при условии регулирования выпаса, тем более при полном его прекращении, — в среднем 3.0—5.5 ц/га. Эти ценозы представляют собой важный и стабильный источник обильных запасов ягод черники.

Анализ материалов исследований позволяет заключить, что умеренный выпас приводит к изменению видового состава фитоценозов послелесных черничников и уменьшению в них числа ценообразующих видов, наиболее адаптированных к новым условиям. Трансформация взаимоотношений между растениями в новой фитоценотической среде вызывает изменение численности их ценопопуляций. Выпас приводит к омоложению ценопопуляции *V. myrtillus* и влияет на преобразование ее пространственной структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Бережной И. В. Черничники Украинских Карпат (структура, динамика, особенности естественного возобновления, пути развития, биологические основы рационального использования): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Львов, 1964. 23 с. — *Климишин О. С., Слободян Г. М.* Щільність і віковый склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 1, с. 39—42. — *Малиновский К. А., Царик И. В., Кобив Ю. И.* Структура популяций автотрофного блока биогеоценоза щавеля альпийского. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, с. 84—93. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Пробл. ботаники. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 465—483. — *Рысин Л. П., Рысина Г. П.* Опыт популяционного анализа лесных сообществ. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, вып. 4, с. 84—94. — *Слободян Г. М.* Сравнительная характеристика структуры ценопопуляций черники в первичных и вторичных биогеоценозах Карпат. Биогеоценологические исследования на Украине: Тез. докл. III респ. совещ. Львов, 1984, с. 136—137. — *Уранов А. А.* Онтогенез и возрастной состав популяций (Вместо предисловия). — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967, с. 3—8. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов.— Биол. науки, 1975, № 2, с. 7—34.— *Шабарова С. И.* Состояние, перспективы использования и охрана дикорастущих ягодников Украинского Полесья. — В кн.: Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование: Материалы к Всесоюз. науч.-произв. совещ. Киров, 1972, с. 28—37. — *Deyl M.* Plants, soil, and climate of Pop Ivan. Synecological study from Carpathian Ukraine. — Opera Botan. Czechica, 1940, vol. 2. 290 p. — *Pawlowski B., Walas J.* Les associations des plantes vasculaires des Monts de Czywczyn. — Bul. Inst. Acad. Pol. B, 1949, vol. 1, p. 1—181.

Львовское отделение
Института ботаники АН УССР.

Получено 18 VII 1986.

УДК 581.036 : 581.44 : 582.565.2

Бот. журн., т. 72, № 6

И. С. Горбань

ВЛИЯНИЕ КРАТКОСРОЧНОГО ТЕПЛОВОГО ЗАКАЛИВАНИЯ ПОБЕГОВ *TRADESCANTIA ALBIFLORA* (*COMMELINACEAE*) НА ИХ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ

I. S. GORBAN', THE INFLUENCE OF THE SHORT-TERM HEAT HARDENING OF THE *TRADESCANTIA ALBIFLORA* (*COMMELINACEAE*) SHOOTS ON THEIR THERMOSTABILITY

Изучали влияние 5-минутного нагрева при 45 °C не отделенных от корней побегов *Tradescantia albiflora* на их теплоустойчивость, определяемую по появлению некротических пятен на листьях и отрастанию побегов после повторного нагрева. Показано, что предварительный краткосрочный нагрев повышает теплоустойчивость листьев и теплоустойчивость побега в целом. С возрастом листьев защитный эффект теплового шока снижается.

Имеется много данных (Кислюк, 1962; Александров, 1975, 1985; Альтергот, 1981), показывающих, что тепловое закаливание целых растений приводит к повышению их теплоустойчивости, выражающемуся в лучшей выживаемости после повторных (тестирующих) прогревов. Для закаливания применялись многочасовые, а в ряде работ — многократные прогревы при супероптимальных температурах. М. И. Лютова и И. Г. Завадская (1966) обнаружили, что повышение температуры выращивания повышает теплоустойчивость листьев *Tradescantia fluminensis*, определяемую по появлению некротических пятен через некоторое время после прогрева, не влияя на первичную теплоустойчивость [1] движения цитоплазмы в их клетках.

Нами было показано, что после 5-минутного прогрева срезанных листьев *Tradescantia albiflora* при 45 °С, обратимо подавляющего ряд клеточных функций, в клетках стимулируется репараторная способность и происходит тепловое закаливание, что проявляется после повторного теплового воздействия, производимого через сутки после первого. Стимуляция репараторной способности выражалась в увеличении скорости и зоны репарации [2] движения цитоплазмы, а также скорости репарации биоэлектрической реакции (БЭР) и нормализации вязкости цитоплазмы после тестирующего нагрева. Эффект закаливания был обнаружен по повышению первичной теплоустойчивости движения цитоплазмы и изменению ее вязкости (Горбань, 1979, 1983; Стадник и др., 1983). Задачей настоящей работы было выяснить, как краткосрочный прогрев при 45 °С влияет на выживаемость не отделенных от растения листьев разного возраста и всего растения *T. albiflora* после тестирующего прогрева, т. е. на их общую теплоустойчивость, которая является результатом первичной повреждаемости, деструктивного последействия и репараторной способности.

Материал и методика

Объектом исследования служили укорененные побеги *Tradescantia albiflora* Kunth, растущие в оранжерее при 20—25 °С. На побеге перед прогревом оставляли 8 листьев. Нижние листья срезали. Побег с 8 листьями, не отделяя от корней, погружали на 5 мин в воду при заданной температуре. Цветочный горшок с корнями при этом находился при комнатной температуре. После прогрева горшки с прогретыми растениями оставляли в оранжерее или лаборатории. Каждый день оценивали состояние листьев по появлению на них некротических пятен, определяя на глаз процент поврежденной площади. По появлению новых листьев и веток через 2 мес после прогрева судили об отрастании побегов.

Результаты и обсуждение

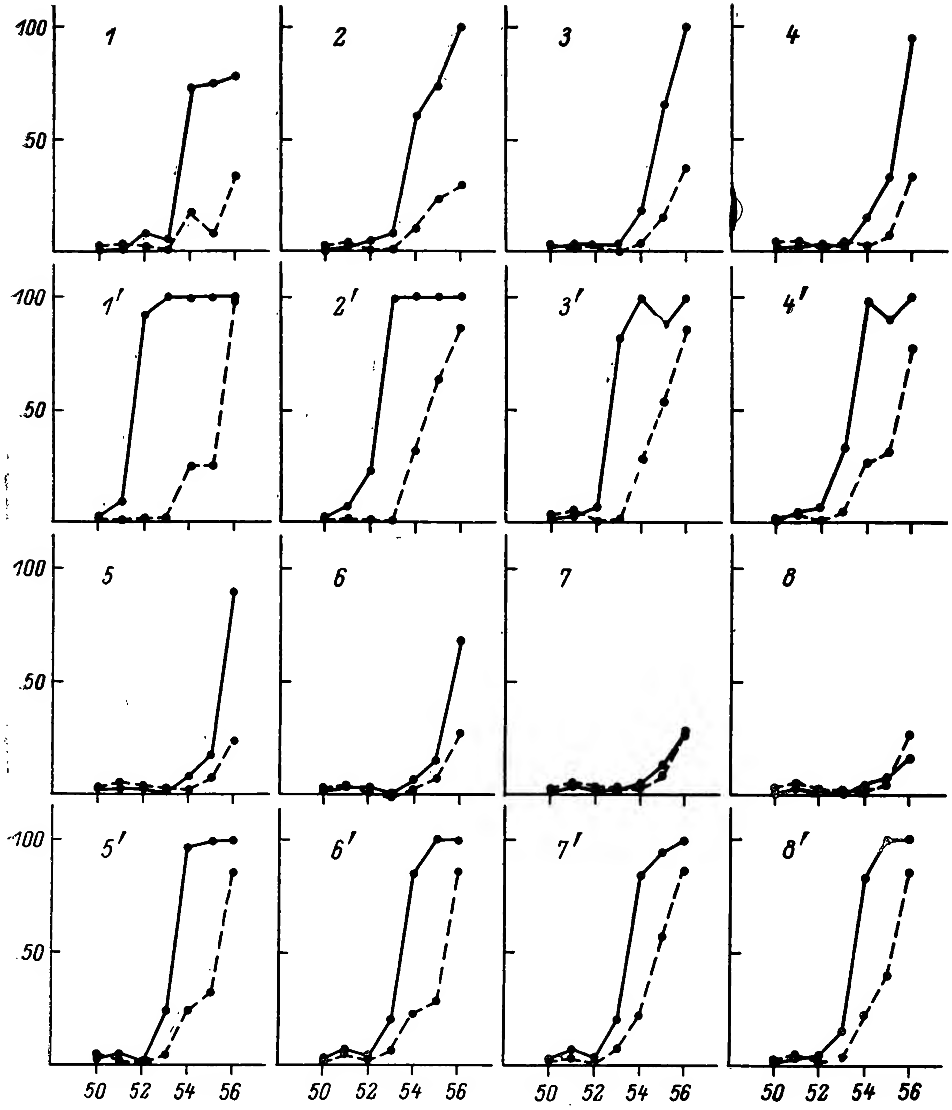
Всего было поставлено две серии опытов, в трехкратной повторности каждая. Первый опыт был начат 16 апреля, второй — 4 октября 1980 г. Укорененные ветки *T. albiflora* одной партии предварительно прогревали при 45 °С в течение 5 мин, а другую партию оставляли не гретой (контроль). Через сутки растения обеих партий подвергали тестирующим 5-минутным прогревам в воде при разных температурах — от 46 до 56 °С с интервалом в 1° (каждую ветку прогревали при какой-либо одной температуре). Оценку повреждений производили через 1, 3, 5, 7, 12 и 22 сут после прогрева в первой серии и через 1, 7, 23 сут — во второй. Так как в обеих сериях были получены совпадающие результаты, их суммировали.

На рисунке приводятся результаты наблюдений за состоянием листьев разных ярусов через 1 и 7 сут после прогревов. Каждая точка представляет собой среднее из оценок повреждений 6 листьев. Видно, что через 1 сут после тестирующих прогревов выявляется меньшая поврежденность листьев побегов, испытавших до тестирующего прогрева тепловой шок. При этом наибольшие различия с контролем наблюдаются у молодых листьев верхних ярусов. При

---

[1] Под первичной понимается теплоустойчивость, определяемая сразу после краткосрочного воздействия, когда на результате еще не сказываются существенно деструктивное последействие и репарация.

[2] Под зоной репарации понимается область температур, действие которых в течение определенного срока подавляет функцию полностью, но обратимо.



Развитие повреждения листьев *Tradescantia albiflora* после нагрева контрольных и закаленных побегов.

По оси абсцисс — температура 5-минутного нагрева (°C); *по оси ординат* — поврежденная площадь листьев (%); *цифрами* обозначен ярус листа, считая сверху; *1—8* — повреждение листьев через 1 сут после нагрева; *1′—8′* — через 7 сут; *сплошные линии* — листья контрольных побегов; *пунктир* — листья побегов, закаленных при 45° в течение 5 мин (тестирующий прогрев производился через 1 сут после закаливания).

переходе к листьям нижних ярусов различия уменьшаются, а у листьев 7-го и 8-го ярусов они отсутствуют. Со временем различия между листьями контрольных и закаленных побегов возрастают за счет того, что у контроля развивается более значительное повреждение. При этом по-прежнему различия выше у молодых листьев верхних ярусов по сравнению с более старыми листьями нижних ярусов. Однако через 7 сут после прогревов обнаруживается разница в степени повреждения у закаленных и контрольных листьев 7-го и 8-го ярусов. Наибольшие различия достигаются на 7-е сутки после прогрева, на 12-е и 22—23-е сутки они остаются без изменений, поэтому данные не приводятся.

Для первой серии опытов через 2 мес после тестирующего прогрева были подсчитаны выжившие растения, а также число образовавшихся на них веток и листьев. Оказалось, что максимальная температура 5-минутного нагрева, после которого растения не погибают и образуют новые листья и побеги, для контрольного варианта — 53, а для закаленного — 55° (см. таблицу). Получен-

Выживаемость контрольных и закаленных в течение 5 мин при 45 °С растений *Tradescantia albiflora* через 2 мес после 5-минутного прогрева при разной температуре

Температура прогрева, °С	Контрольные растения		Закаленные растения	
	Число			
	веток *	листьев **	веток *	листьев **
56	0	0	2	9
55	0	0	9	71
54	0	0	7	39
53	4	19	10	70
52	6	40	9	75
51	16	87	5	52
50	7	66	11	75
49	10	75	11	64
48	10	77	5	54
47	14	93	7	58
46	7	58	5	59

Примечание. Тестирующий прогрев производился через 1 сут после закаливания. * — число веток до прогрева — 3, ** — число листьев до прогрева — 24.

ные результаты показывают, что температурное воздействие, повышающее первичную теплоустойчивость и репараторную способность отделенных листьев, приводит к увеличению теплоустойчивости растительного организма в целом, включая его способность к отрастанию. Это означает, что к тепловому закаливанию способны как дифференцированные выросшие, так и меристематические клетки.

Причина снижения различий в теплоустойчивости между закаленными и контрольными листьями с возрастом может быть связана с уменьшением способности к закаливанию при старении листьев (Щербакова и др., 1973; Горбань и др., 1974). Как меняется с возрастом способность листьев к стимуляции репарации, до сих пор специально не изучалось. Однако известно, что скорость репарации после воздействий, в одинаковой степени повреждающих движение цитоплазмы, с возрастом значительно снижается (Горбань, 1983). Не исключено, что способность к стимуляции репарации также снижается с возрастом.

Интересно отметить, что в описанных опытах на *T. albiflora* проявилась известная ранее для ряда растений (Горбань, 1962) меньшая теплоустойчивость молодых листьев, чем старых. Из рисунка видно, что у самого молодого (верхнего) листа 1-го яруса 90%-е, т. е. практически полное, подавление на 7-е сутки наступает после прогрева при 52, у листьев 2-го и 3-го ярусов — при 53, а у листьев нижних ярусов — при 54°. Эти различия похожи по характеру на возрастные изменения первичной теплоустойчивости движения цитоплазмы, которая наиболее значительно повышается у листьев от 1-го к 3-му ярусу, а при дальнейшем увеличении возраста листьев остается на одном уровне либо повышается незначительно (Горбань, 1963). Таким образом, обнаруженные возрастные изменения теплоустойчивости неотделенных от растения листьев коррелируют с возрастными изменениями первичной теплоустойчивости клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с. — *Александров В. Я.* Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с. — *Альтергот В. Ф.* Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе. М.: Наука, 1981. 57 с. — *Горбань И. С.* О связи роста и теплоустойчивости растительных клеток. — Цитология, 1962, т. 4, № 2, с. 182—192. — *Горбань И. С.* Репарация теплового повреждения у растительных клеток разного возраста. — Цитология, 1963, т. 5, № 2, с. 169—174. — *Горбань И. С., Завадская И. Г., Шухтина Г. Г., Щербакова А. М.* Способность к тепловому закаливанию клеток у колеоптилей и листьев разного возраста. — Цитология, 1974, т. 16, № 8, с. 1036—1040. — *Горбань И. С.* Влияние краткосрочных повреждающих нагревов на репарацию растительных клеток после теплового повреждения и повреждения этиловым спиртом. — Цитология, 1979, т. 21, № 12, с. 1443—1448. — *Горбань И. С.* Повышение теплоустойчивости и стимуляция репараторной способности растительных клеток после обратимого теплового повреждения, определяемые по изменению вязкости протоплазмы. — Цитология, 1983, т. 25, № 1, с. 64—71. — *Кислюк И. М.* Повышение жаростойкости молодых растений хлебных злаков при тепловой и холодовой закалках. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 5, с. 713—715. — *Лютова М. И., Завадская И. Г.* Влияние длительности содержания растений при разной темиературе на теплоустойчивость клеток. — Цитология, 1966, т. 8, № 4, с. 484—493. — *Стадник С. А., Александров В. Я., Горбань И. С.* Подавление и восстановление биоэлектрической реакции листьев *Tradescantia albiflora* после прогрева и стимуляция их репараторной способности. — Цитология, 1983, т. 25, № 4, с. 411—418. — *Щербакова А. М., Фельдман Н. Л., Шухтина Г. Г.* Изменение теплоустойчивости некоторых белков при тепловой закалке листьев пшеницы разного возраста. — Цитология, 1973, т. 15, № 4, с. 391—398.

Институт цитологии АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 III 1986.

УДК 581.1 : 581.4 : 581.526.55

Бот. журн., т. 72, № 6

А. Н. Зироян, В. В. Казарян

О НЕКОТОРЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЕРЕВАНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

A. N. ZIROJAN, V. V. KAZARJAN. ON SOME BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF ALPINE PLANTS IN THE YEREVAN BOTANICAL GARDEN CONDITIONS

Сравнительное изучение некоторых биологических и физиологических особенностей альпийских растений в естественных условиях на высокогорном альпийском стационаре горы Арагац (3250 м над ур. м.) и в Ереванском ботаническом саду в зоне полупустыни на высоте 1250 м над ур. м. выявило, что у последних рост надземных органов происходит главным образом в ночные часы, тогда как эти же виды в природе характеризуются низким ночным ростом. У высокогорных растений в ночные часы обнаружено повышенное количество углеводов и АТФ.

Характерными особенностями альпийских растений являются низкорослость, сжатые сроки вегетации, раннее наступление цветения, увеличение продолжительности индивидуальной жизни, способность и к вегетативному, и к генеративному воспроизведению и др. (Тахтаджян, 1941; Магакьян, 1941; Федоров, 1942; Наринян, 1962; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984, и др.). Указанные особенности обусловливаются высокой солнечной радиацией, обильным ультрафиолетовым излучением, резкой сменой температуры в течение суток, низкой суммарной фотосинтетически активной радиацией (ФАР) и др. Подобные условия в течение филогенетического развития видов наложили глубокий отпечаток на все жизненные процессы растений, произрастающих в высокогорьях. Однако, как показывают некоторые экспериментальные результаты (Ахвердов, Мирзоева, 1964), при перенесении горных видов в зону полупустыни (Ереванский ботанический сад), где коренным образом меняются многие параметры обитания, растения заметно изменяются как по морфологическим, так и физиологическим признакам. По этим данным, многие альпийские формы способны развиваться в равнинных местообитаниях при благоприятных почвенных условиях и достаточной влажности. Для получения сведений о характере изменчивости альпийских растений в полупустынной зоне требуются более длительные опыты с охватом множества видов. С этой целью в Ереванском ботаническом саду на участке флоры и растительности Армении в 1960 г. были созданы 2 альпийские горки, на которых выращивали и исследовали более 120 видов травянистых растений, перенесенных из условий высокогорья.

Материал и методика

В течение 1980—1984 гг. проводили фенологические наблюдения, биометрические измерения, определяли некоторые физиологические показатели как в естественных условиях на высокогорном альпийском стационаре горы Арагац (3250 м над ур. м.), так и в Ереванском ботаническом саду в зоне полупустыни на высоте 1250 м над ур. м. у видов *Campanula tridentata* Schred., *C. stevenii* Bieb., *C. aucheri* DC., *Veronica armena* Boiss. et Huet, *V. gentianoides* Vahl., *V. kurdica* Benth., *Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss., *Myosotis alpestris* P. W. Schmidt, *Scutellaria sevanensis* Sosn. ex Grossh., *Alchemilla grossheimii* Juz.

Фенологические и биометрические исследования проводили по методике Г. Н. Зайцевой (1973) и И. Н. Бейдеман (1974). Для определения надземной и подземной фитомассы растения выкапывали и взвешивали в сыром и абсолютно сухом состоянии. Площадь листьев для каждого вида в фазе цветения определяли методом контуров. Измерения проводили на 20—30 побегах. В этом случае при определении всех биоморфологических признаков показатель точности опыта не превышал ±4 %.

Для определения биохимических показателей листья фиксировали на пару в аппарате Коха и подвергали лиофильной сушке. Количественные определения углеводов проводили микрометодом Хаггедорн—Иенсена по схеме Кизеля (Белозерский, Проскуряков, 1951), содержание АТФ исследовали люциферин-люциферазным методом (Ладыгина, Рубин, 1971), а активность ауксиноподобных веществ и ингибиторов — по Кефели и Турецкой (1973).

Результаты исследования и обсуждение

Альпийский пояс отличается холодным климатом с продолжительностью безморозного периода 67 дн, т. е. на 150 дн меньше, чем в полупустыне. Среднегодовая и средневегетационная температуры на Арагаце составляют соответственно —3, +7°, тогда как в Ботаническом саду — +11 и +20°. Весьма существенным для альпийского пояса является также резкое колебание суточной температуры, когда даже в июле и августе температура воздуха часто опускается ниже нуля, достигая в ночные часы —5, —7°, а в полупустынной зоне летом поднимается до +36—+40°.

Годовая сумма осадков на Арагаце составляет 900 мм, а в Ботаническом саду — 300 мм. Суммарная ФАР за вегетационный период в альпийском поясе равна 20—25, в полупустынном — 60—65 ккал/см^2, а сумма эффективных температур выше 10° — соответственно 900 и 3900. Все эти климатические различия должны существенно влиять как на биологию, так и на ритм развития растений, произрастающих в полупустыне.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые биоморфологические показатели альпийских растений, произрастающих в условиях Арагаца (А) и Еревана (Е)

Показатель	Вид							
	Campanula tridentata		*Chamaesciadium acaule*		*Veronica gentianoides*		*Myosotis alpestris*	
	А	Е	А	Е	А	Е	А	Е
Продолжительность, дн								
вегетации	75	211	78	104	60	200	62	197
цветения	13	14	21	28	20	25	14	29
Высота растений, см	5	7	3	4	10	26	8	20
Фитомасса (сух. вес), г								
надземная	0.1	0.4	0.49	2.60	0.12	2.10	0.09	0.91
подземная	0.38	0.32	0.67	0.72	0.26	0.30	0.08	0.15
Площадь листа, см^2	11.8	24.6	12.0	23.0	8.9	18.8	5.8	16.1
Вес листа, мг	67	168	220	502	60	118	42	114

Проведенный нами сравнительный анализ показывает, что реакция большинства альпийских видов на новые условия существования неодинакова и выражается главным образом в изменениях их морфологии и биологии (табл. 1).

Большинство альпийских растений в условиях полупустыни оказывается ранневегетирующим и раноцветущим. Начало вегетации в полупустыне приурочено в основном ко времени схода снежного покрова, т. е. к марту, тогда как в высокогорье — к концу июня. При этом в полупустыне наблюдается резкий сдвиг фенологических фаз развития — задержка наступления генеративной фазы и увеличение всего периода вегетации. Если период от начала вегетации до цветения на горе Арагац в среднем равен 22 дн, то в ботаническом саду — 50 дн, а продолжительность вегетационного периода составляет соответственно 78 и 221 дн (табл. 1). В результате, произрастая в условиях полупустыни, альпийские растения достигают значительно большей мощности. Можно думать, что именно в силу этого задерживается наступление их цветения, так как существует зависимость между вегетативным ростом и генеративным развитием растений (Келлер, 1948; Казарян, 1969).

Подавляющее большинство видов альпийских растений в естественных условиях закладывает цветочные почки в год, предшествующий цветению, т. е. перед уходом под снег (Восканян, 1966; Зироян, 1983), что является эффективным приспособлением, обеспечивающим завершение цикла развития в условиях укороченного вегетационного периода. В полупустыне растения сохраняют это свойство и после плодоношения, даже в период созревания семян в пазухах листьев могут закладываться цветочные почки, которые будут развиваться и распускаться весной. Однако при благоприятных условиях летом или осенью цветочная почка может продолжать свое развитие и у отдельных видов в этом случае наблюдается второе цветение (*Veronica armena*, *V. kurdica*, *Scutellaria sevanensis* и др.). Большая длительность вегетации и явление вторичного цветения дают нам основание предполагать, что период покоя у альпийских растений отсутствует.

Изучение возрастного состава ценопопуляций альпийских многолетников в различных условиях обитания показало, что продолжительность их жизни существенно зависит от условий произрастания (Зироян, 1984; Зироян, Балоян, 1984). Альпийские виды быстрее развиваются и сокращают продолжительность

ТАБЛИЦА 2

Особенности роста надземных органов растений в условиях Арагаца и Еревана

Вид	Место произрастания	Продолжительность роста			Прирост							
		начало	конец	число дней	за 1 день, мм			общий, мм			%	
					дневной	ночной	суточный	дневной	ночной	суточный	дневной	ночной
Campanula tridentata	Арагац	12.VII / 22.VII	24.VII / 31.VII	13 / 9	0.5 / 2.2	0.35 / 1.9	0.85 / 4.1	6.0 / 2.0	6.3 / 17.0	10.3 / 37.0	58.2 / 54.0	41.8 / 46.0
	Ереван	25.III / 2.V	12.VI / 16.V	16 / 14	0.5 / 0.9	1.30 / 2.0	1.80 / 2.9	7.8 / 13.0	20.6 / 29.0	28.4 / 42.0	27.5 / 30.0	72.5 / 70.0
Chamaesciadium acaule	Арагац	8.VII / 14.VII	25.VII / 30.VII	17 / 16	0.91 / 1.69	0.61 / 1.31	1.52 / 3.00	15.8 / 27.0	10.4 / 21.0	26.2 / 48.0	60.3 / 56.2	39.7 / 43.8
	Ереван	20.III / 25.III	13.IV / 19.IV	24 / 25	0.66 / 0.84	1.92 / 2.0	2.58 / 2.84	16.0 / 21.0	46.0 / 50.0	62.0 / 71.0	26.5 / 29.0	73.5 / 71.0
Veronica gentianoides	Арагац	12.VII / 14.VII	25.VII / 4.VIII	13 / 21	0.34 / 2.38	0.20 / 2.23	0.54 / 4.61	4.5 / 50.0	2.5 / 45.0	7.0 / 97.0	64.3 / 51.5	35.7 / 48.5
	Ереван	28.III / 17.IV	14.IV / 12.V	17 / 25	0.51 / 2.70	1.56 / 6.70	2.0 / 9.40	8.8 / 68.0	26.6 / 167.0	35.4 / 235.0	25.0 / 29.0	75.0 / 71.0

Примечание. В числителе — прирост листьев, в знаменателе — прирост цветоносного стебля.

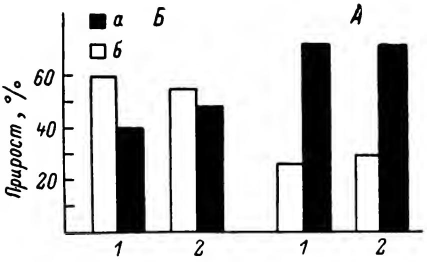


Рис. 1. Рост надземных органов альпийских растений в условиях Еревана (*А*) и Арагаца (*Б*) (среднее для 10 видов — на всех рисунках).

а — ночной, *б* — дневной. *1* — листья, *2* — стебель.

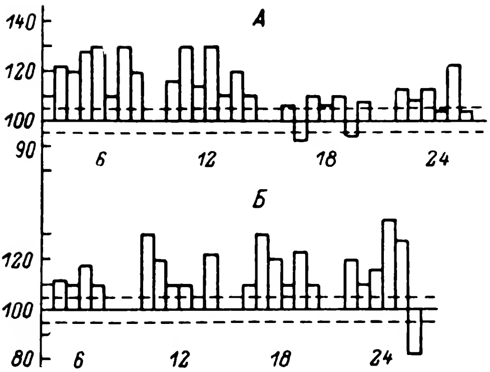


Рис. 2. Суточная динамика активности стимуляторов и ингибиторов в надземных частях растений в условиях Еревана (*А*) и Арагаца (*Б*).

По оси абсцисс — время суток (ч), *по оси ординат* — прирост в процентах к контролю (контроль — 2%-й раствор сахарозы).

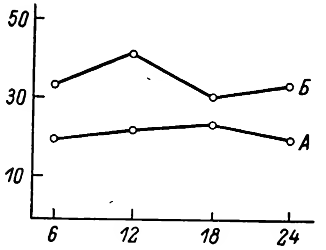


Рис. 3. Суточная динамика содержания углеводов в надземных частях растений в условиях Еревана (*А*) и Арагаца (*Б*).

По оси абсцисс — время суток (ч), *по оси ординат* — содержание углеводов (мг/%).

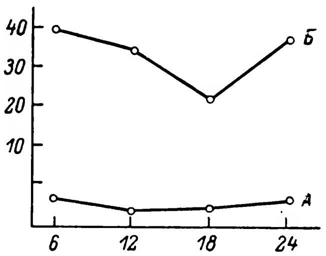


Рис. 4. Суточная динамика содержания АТФ в условиях Еревана (*А*) и Арагаца (*Б*).

По оси абсцисс — время суток (ч), *по оси ординат* — содержание АТФ (мкг/г сух. в-ва).

жизни в условиях полупустыни, а в естественном местообитании развиваются медленно и живут дольше. Виргинильная стадия у поликарпиков в горных местностях продолжается более 15—20 лет, тогда как в условиях полупустыни эти виды цветут обычно на втором-третьем году жизни. Длительность их жизни в природе 40—60 лет, в культуре — не более 10.

Как показали наблюдения, большинство видов альпийских растений в условиях полупустыни значительно изменяет свой габитус и из низкорослых, приземистых форм они становятся более высокорослыми и разветвленными; высота растений и листовая поверхность увеличиваются примерно в 1.5—2.5 раза (табл. 1, 2). Как видно из приведенных данных, в условиях полупустыни значительно изменяется соотношение подземных и надземных органов в пользу последних. Если в природе растение отличается более мощным развитием корневой системы и незначительным размером надземной массы, то в полупустыне это соотношение существенно меняется, что является результатом более энергичного и продолжительного роста надземных систем.

Известно, что рост растений осуществляется ритмично в отношении темной и светлой частей суток, в основном он происходит в ночные часы (Казарян, Хуршудян, 1966). В условиях полупустыни рост надземных органов альпийских растений происходит главным образом в ночные часы (табл. 2, рис. 1), составляя 70—75 % общего суточного роста, тогда как те же растения в естественных условиях характеризуются низким ночным ростом (35.7—48.5 %). По-видимому, характерное для гор значительное понижение температуры в ночное время ведет к подавлению роста, а более или менее оптимальная дневная температура способствует ему (Кириллова, Тюрина, 1965), хотя, казалось бы, в результате повышенной интенсивности света днем этот процесс должен замедляться.

Приспособление растений к новым условиям существования происходит путем изменений их биохимических показателей. В связи с изучением роста представляло интерес определение суточной динамики содержания физиологически активных веществ в надземных частях растений. Исследовали активность не отдельных компонентов гормонов роста, а суммарное — стимулирующее и ингибирующее — их действие. Как показывает сравнительное исследование одних и тех же видов, произрастающих в природе и в культуре (рис. 2), наибольшая активность стимуляторов в условиях Арагаца обнаруживается в 18 и 24 ч. В ночное время (определения проводились в 6, 12, 18 и 24 ч) отмечается существенная ингибиторная активность, что, по всей вероятности, способствует задержке роста, наблюдавшейся у высокогорных растений в ночные часы. В условиях Ереванского ботанического сада активность стимуляторов увеличивается в дневное время (6 и 12 ч). Однако, как известно (Зёдинг, 1955), большое количество ростовых веществ вызывает задержку роста. По-видимому, в данном случае замедленный рост в условиях Еревана в дневные часы можно связать с высокой концентрацией стимуляторов.

Определение содержания углеводов в надземных частях растений в арагацских и ереванских условиях показало, что в высокогорье по сравнению с Ереваном количество их повышенное (рис. 3). Накопление сахаров у альпийских представителей является характерной особенностью углеводного обмена высокогорных растений (Рейнус, 1961, 1965), это, по-видимому, можно рассматривать как приспособительную реакцию для перенесения низких температур.

Арагацские растения несколько отличаются от ереванских и по характеру суточного накопления углеводов. У них максимальное количество углеводов обнаруживалось в предполуденное время (до 12 ч) с последующим понижением к 18 ч. В условиях же Еревана кривая, отражающая изменение содержания углеводов, носит более плавный характер. По всей вероятности, предполуденное увеличение содержания углеводов у арагацских растений можно объяснить интенсивным фотосинтезом в утренние часы и его депрессией в послеполуденные (Филиппова, 1959; Глаголева, Филиппова, 1965).

Интересные данные получены при определении содержания АТФ в надземных частях альпийских растений. Из рис. 4 видно, что у арагацских растений АТФ почти в 7 раз больше, чем у ереванских. Это говорит о том, что арагацские растения запасают большой объем энергии, возможно, для преодоления высокогорных экстремальных условий существования. Максимальное накопление АТФ у арагацских растений происходит в ночное время (24 ч) и рано утром (6 ч), когда температура сильно понижена. Постепенное уменьшение концентрации АТФ с 12 до 18 ч можно объяснить ее расходованием на рост надземной части растений. В это время воздух прогревается и создаются более благоприятные условия для роста.

По литературным данным, содержание АТФ в растении имеет большое значение для увеличения зимостойкости. По-видимому, и в альпийских условиях повышение концентрации АТФ обеспечивает стойкость растений в ночные часы.

ЛИТЕРАТУРА

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Поведение альпийских растений, пересаженных в зону каменистой полынной полупустыни. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1964, т. 14, с. 91—121. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ.

Новосибирск: Наука, 1974. 153 с. — *Белозерский А. И., Проскуряков Н. И.* — Практическое руководство по биохимии растений. М.: Сов. наука, 1951. 388 с. — *Восканян В. Е.* О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 2, с. 257—265. — *Глаголева Т. А., Филиппова Л. А.* Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. — Пробл. ботаники, 1965, т. 7, с. 120—132. — *Зайцев Г. Н.* Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с. — *Зёдинг Р.* Ростовые вещества растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 387 с. — *Зироян А. Н.* Сезонная ритмика основных видов полупустынных, лугостепных и альпийских растений горы Арагац. — Биол. журн. Армении, 1983, т. 35, № 3, с. 212—218. — *Зироян А. Н.* Ритм развития альпийских растений в условиях полупустыни: Тез. докл. XX науч. сессии по вопросам адаптации растений. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1984, с. 67—68. — *Зироян А. Н., Балоян С. А.* Численность и возрастной состав популяций альпийских ковров горы Арагац. — Биол. журн. Армении, 1984, т. 37, № 6, с. 472—476. — *Казарян В. О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 281 с. — *Казарян В. О., Хуршудян П. А.* О сезонной и суточной ритмике роста корней и стеблей однолетних сеянцев дуба и лоха. — Физиология растений, 1966, т. 13, № 4, с. 725—728. — *Келлер Б. А.* Основы эволюции растений. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 207 с. — *Кефели В. И., Турецкая Р. Х.* Методика определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1973. 194 с. — *Кириллова Е. Г., Тюрина М. М.* Некоторые особенности ритма роста растений на Памире. — Пробл. ботаники, 1965, т. 7, с. 22—32. — *Ладыгина М. Е., Рубин А. Б.* Биолюминесцентный метод количественного определения отдельных компонентов адениловой системы. — В кн.: Биофизические методы в физиологии растений. М.: Наука, с. 72—85. — *Магакьян А. К.* Растительность Армянской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 276 с. — *Наринян С. Г.* Альпийские ковры Кавказа как особый тип растительного покрова (вопросы генезиса и классификации). — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1962, т. 8, с. 5—27. — *Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г.* Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). Л.: Наука, 1984. 124 с. — *Рейнус Р. М.* Углеводный обмен растений в условиях высокогорий Памира. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1961. 137 с. — *Рейнус Р. М.* Изменение углеводного обмена растений в зависимости от высоты их местообитания над уровнем моря. — Пробл. ботаники, 1965, т. 7, с. 159—164. — *Тахтаджян А. Л.* Географический очерк Армении. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1941, т. 11. 180 с. — *Федоров А. А.* Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. — Изв. АН АрмССР, 1942, № 9—10, с. 137—155. — *Филиппова Л. А.* Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 4, 1959, № 13, с. 64—90.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 22 VII 1985.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.998(575.4)

Р. В. Камелин, М. Туляганова

НОВЫЙ ВИД РОДА *LEONURUS* (*LAMIACEAE*) ИЗ УЗБЕКИСТАНА

R. V. KAMELIN, M. TULYAGANOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *LEONURUS* (*LAMIACEAE*) FROM UZBEKISTAN

Описывается новый вид рода *Leonurus* из южного Узбекистана.

При обработке гербарных материалов по роду *Leonurus* L. для «Определителя растений Средней Азии» в гербарии Ташкентского государственного университета были найдены образцы, собранные С. Н. Кудряшевым в западном Гиссаре, в бассейне р. Кашкадарья, хорошо отличавшиеся от всех известных видов рода. Ниже они описываются в качестве нового вида.

Район гор Бешнау, на северном склоне которых был собран новый вид рода *Leonurus*, отличается значительным своеобразием флоры, по ряду признаков напоминающей флору более южных отрогов Гиссарского хребта (особенно Кугитанга). Отсюда уже известен целый ряд эндемичных видов — *Euphorbia kudrjaschevii* Pazij, *Acantholimon hissaricum* Lincz., *Cousinia subcandicans* Tschern., *C. newesskiana* C. Winkl. Все они приурочены в основном к верхнему горному поясу, где развит комплекс трагакантовых ценозов с группировками редкостойной арчи и клена. Именно в подобном островном местообитании полосы редкостойных арчевников с кленом был собран и описываемый новый вид.

Leonurus kudrjaschevii R. Kam. et Tuljaganova sp. nov. — Planta perennis, ob tomentum arachnoideum densum tota griseola. Caules crassiusculi, erecti, simplices vel raro subramosi, 35—55 cm alti. Folia utrinque pilosa, ambitu late rhombea, basi late cuneiformi, subcordata, 3—6 cm longa, 2.5—4.5 cm lata, in lacinias cuneiformes plus minusve latas, in lobos late lanceolatos incisas ad 2/3 dissecta, in inflorescentia late rhombea, basi cuneata, in lobos inaequidentatos lanceolatos incisa. Inflorescentia dissita, 3.5—9 cm longa. Bracteae lineari subulatae, incurvatae, dense pilosae, calyce subbreviores. Calyx 6—6.5 mm longus, dense pilosus, dentibus tubo sesqui-duplo brevioribus subulatis, duobus inferioribus maturitate plerumque reflexis longioribus 3.5 mm longis altius connatis intra calycem dense breviter pilosis. Corolla parva, syringea, ca 10—12 mm longa. Nuculae pallide brunneae, acute trigonae, apice suboblique truncatae, hic longe pilosae, ca 2 mm longae. Fl. Yunio, fr. Yulio.

In declivibus lapidosis borealibus regionis subalpinae.

Typus: Pars occidentalis jugi Hissarici, systema fl. Kaschka-darja, montes Beschnau, in declivibus borealibus, 25 VI 1937, N 832 Kudrjaschev (LE, isotypus — TAK).

Affinitas. A *L. incano* V. Krecz. et Kuprian. bracteis incurvatis, floribus parvis, indumento magis appresso, dentibus calycinis brevibus, tubo sesqui-duplo brevioribus, duobus inferioribus maturitate reflexis, altius connatis, longioribus, nuculis 1.5—2 mm longis differt.

Многолетник. Все растение сероватое от густого паутинисто-войлочного опушения. Стебли толстоватые, прямостоящие, простые или реже слегка ветвящиеся, 35—55 см выс. Листья с обеих сторон опушенные, в очертании широкоромбические, с ширококлиновидным, слегка сердцевидным основанием, 3—6 см дл., 2.5—4.5 см шир., на две трети рассеченные на более или менее широкие клиновидные доли, в свою очередь надрезанные на широколанцетные лопасти. Листья в соцветии широкоромбические, с клиновидным основанием, надрезанные на ланцетные неравнозубчатые лопасти. Соцветие расставленное, 3.5—9 см дл. Прицветники линейно-шиловидные, изогнутые, густоволосисто-опушенные, немного короче чашечки. Чашечка 6—6.5 мм дл., густоволосисто-опушенная, с зубцами в 1.5—2 раза короче трубки, шиповидно заостренными, два нижних зубца обычно при созревании отогнутые и более длинные, 3.5 мм дл., более высоко сращенные, внутри чашечки густо короткоопушенные. Венчик мелкий, сиреневый, около 10—12 мм дл. Орешки светло-коричневые, остротрехгранные, на верхушке косоусеченные и здесь длинноопушенные, около 2 мм дл. Цветет в июне, плодоносит в июле.

Встречаются на северных каменистых склонах в субальпийском поясе гор Западного Гиссара.

Тип: Западный Гиссар, бас. р. Кашкадарья, горы Бешнау, северные склоны, 25 VI 1937, № 832 (Кудряшев) (LE, изотип — TAK).

Паратип: Западный Гиссар, бас. р. Кашкадарья, горы Бешнау, северные склоны, выше кишл. Чопух, 31 VII 1937, № 1267, Кудряшев.

Родство. От *L. incanus* V. Krecz. et Kuprian. отличается изогнутыми прицветниками, мелкими цветками, более коротким и густым опушением, короткими (в 1.5—2 раза короче трубки) зубцами чашечки, двумя нижними зубцами (при созревании) отогнутыми, более длинными и высокосросшимися, орешками 1.5—2 мм дл.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 2 X 1986.

УДК 005 : 582.831.6 (575)

Бот. журн., т. 72, № 6

В. П. Бочанцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *REAUMURIA* (*TAMARICACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

V. BOTSCHANTZEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *REAUMURIA* (*TAMARICACEAE*) FROM MIDDLE ASIA

Reaumuria babataghi Botsch. sp. nov. — Suffrutculus ad 60 cm altus, caulibus numerosis, in parte superiore (in inflorescentia) ramosis. Folia plana, caulina infima ad 30 mm lg., 11 mm lt., anguste obovata, apice rotundata, superiora oblanceolata, minora, suprema lanceolata, 3.5 mm lg., 1 mm lt. Bracteae planae, lanceolatae, 4—6 mm lg., 1—1.8 mm lt., ad trientem dentes calycinos superantes. Calyx 7 mm lg., dentibus tubo subaequilongis (3.8 mm lg., 4 mm lt.), rotundatis, margine paleaceo integro obductis, apice triangularibus (0.6 mm lg., 1 mm lt.). Petala 10 mm lg., 3.5 mm lt. Filamenta latissima basi dentata.

Typus: Tadzhikistania australis, extremitas austro-occidentalis jugi Babatagh, fissura ad scaturiginem Bessimas, in crassitie gypsacea, 11 VI 1962, N 956, fl., Ju. Soskov, I. Schibkova, Ch. Ismatova (LE), isotypus — TAD.

Affinitas. A *R. sogdiana* Kom. foliis caulinis infimis apice rotundatis et dentibus calycinis rotundatis apice triangulatis differt.

Distributio. Tadzhikistania australis, Uzbekistania australis, Turcomania orientalis.

Полукустарник до 60 см выс., с многочисленными стеблями, ветвящимися в верхней части (в соцветии). Листья плоские. Самые нижние стеблевые листья до 30 мм дл. и 11 мм шир., узкообратнояйцевидные, с закругленной верхушкой, более верхние обратноланцетные, менее крупные, самые верхние ланцетные, 3.5 мм дл. и 1 мм шир. Прицветники плоские, ланцетные, 4—6 мм дл. и 1—1.8 мм шир., на 1/3 своей длины превышают зубцы чашечки. Чашечка 7 мм дл., с зубцами почти одинаковой длины с трубкой (3.8 мм дл. и 4 мм шир.), округлыми, с цельным пленчатым краем и треугольной верхушкой (0.6 мм дл. и 1 мм шир.). Лепестки 10 мм дл. и 3.5 мм шир. Самые широкие тычиночные нити в основании зубчатые.

Тип: Южный Таджикистан, юго-западная оконечность хр. Бабатаг, щель к роднику Бесимас, пестроцветные толщи, 11 VI 1962, № 956, цв., Ю. Сосков, И. Шибкова, Х. Исматова (LE), изотип — TAD.

Паратип (paratypus): Южный Узбекистан, горы Бабатаг, дорога в уроч. Чагам, сай Арганчи, красные глины, 24 V 1977, № 322, бут., В. Бочанцев (LE).

Родство. Отличается от *R. sogdiana* Kom. самыми нижними стеблевыми листьями с закругленной верхушкой и округлыми зубцами чашечки с треугольным остроконечием.

Распространение. Южный Таджикистан, Южный Узбекистан и Восточная Туркмения.

До установления *R. babataghi* образцы, относящиеся к этому виду, причисляли к *R. sogdiana*. В связи с этим ареал *R. sogdiana* теперь сильно изменился — Средняя Азия (Таджикистан, Узбекистан, Киргизия, в пределах Зеравшанского, Туркестанского и Алайского хребтов).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 X 1986.

УДК 005 : 582.572.225 (571.15)

Бот. журн., т. 72, №

Н. В. Фризен

НОВЫЙ ВИД РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) С АЛТАЯ

N. V. FRIESEN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) FROM THE ALTAI

Приводятся описание, сведения по морфологии и кариологии нового для науки вида *Allium altyncolicum* (секция *Schoenoprasum*) с берегов Телецкого озера (Восточный Алтай) и близких к нему *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum*.

Среди морфологических рас полиморфного и широко распространенного вида *Allium schoenoprasum* L. растения с берегов Телецкого озера (Восточный Алтай) занимают довольно обособленное положение. Эти растения имеют многие промежуточные морфологические признаки двух видов — *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum* Schult. et Schult. fil. Промежуточное положение этих растений обнаружил еще П. Н. Крылов (1912). Он относил их к описанной им же *A. ledebourianum* var. *intermedium* Kryl. А. И. Введенский (1935) отметил, что растения, описанные Крыловым как *A. ledebourianum* var. *intermedium*, по-видимому, являются гибридами между *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum*. G. Turesson (1931), путешествовавший в начале 20-х годов по Восточному Алтаю, собрал образцы *A. schoenoprasum* с берегов Телецкого озера и из высокогорий. Как оказалось, образец с Телецкого озера имел 2n=32, а образец из высокогорий — 2n=16. Turesson (1931) и вслед за ним A. Levan (1936) относили тетраплоидные растения с Телецкого озера к *A. schoenoprasum* var. *sibiricum* (L.) Hayek et Markgraf.

Как показывает анализ многочисленных определений числа хромосом у сибирских образцов *A. schoenoprasum* (*A. sibiricum*) (Крогулевич, Ростовцева, 1984; Фризен, 1985а, 1986), по всей Сибири распространены диплоидные растения и только на Телецком озере встречены тетраплоиды (Turesson, 1931; Малахова, Аверина, 1978; Фризен, 1986). Эти тетраплоидные растения, отличающиеся

ТАБЛИЦА 1

Морфологические различия трех видов рода *Allium*

Признак	*A. schoenoprasum*	*A. altyncolicum*	*A. ledebourianum*
Форма зонтика	Шаровидная, головчатая, 2—3 (4) см в диам.	Полушаровидная или почти шаровидная, 4—5 см в диам.	Пучковидная или почти полушаровидная
Длина цветоножек	Неравные между собой, в 1.5—2 (3) раза короче околоцветника	Равные между собой, равны околоцветнику или в 1.5 (2) раза длиннее	Равные между собой, в 2—3 раза длиннее околоцветника
Длина тычиночных нитей	В 2—3 раза короче листочков околоцветника	На $^1/_3$ короче листочков околоцветника	Равны листочкам околоцветника или слегка превышают их
Длина столбика	То же	На $^1/_3$—$^1/_4$ короче листочков околоцветника	Превышает листочки околоцветника

морфологически как от *A. schoenoprasum*, так и от *A. ledebourianum*, мы описываем под названием *A. altyncolicum* Friesen.[1]

Allium altyncolicum Friesen sp. nov. (sect. *Schoenoprasum* Dumort). — *A. ledebourianum* var. *intermedium* Kryl. 1912. Фл. Алт. и Томск. губ., 6 : 137, p. p. — *A. schoenoprasum* var. *sibiricum* auct. non Garcke: Казакова, 1978, Культурная флора, 10 : 53. — Лук алтынкольский.

Bulbi pauci, rhizomati brevi assident, elongato-ovoidei, 0.75—1 cm diam., tunicis griseris, chartaceis, subcoriaceis. Caulis fistularis, 30—60 cm alt., levis. Vaginae foliorum violaceo-coloratae. Folia numero 2—3, cylindrica, fistulosa, caulibus breviora. Umbella multiflora, semiglobosa vel subglobosa, 4—5 cm diam., laxiuscula. Pedicelli perigonio 1—1.5—(2)-plo longiores, basibracteolis carentes. Perigonii phylla splendida, pallide rosea, nervis obscuris, 7—13 mm lg., lineari-lanceolata, acuta. Filamenta perigonii phyllis $^1/_3$ parte breviora, subulata, basi dilatata et connata. 2n=32.

Typus: Altai, lacum Teletzkoe, sinus Kamga, ostium fl. Mionok Malyi, in glareosis ad litore, 21 VII 1985, N. Friesen (LE, isotypus NS).

Affinitas. Ab *A. schoenopraso* et *A. ledebouriano* longitudine pedicellorum, filamentorum et styli, numero chromosomatum (2n=32, non 16) differt.

Луковицы по нескольку сидят на коротком корневище, удлиненно-яйцевидные, 0.75—1 см диам., с серыми, бумагообразными, почти кожистыми оболочками. Стебель дудчатый, 30—60 см выс., гладкий. Влагалища листьев фиолетовоокрашенные. Листья в числе 2—3, цилиндрические, дудчатые, короче стеблей. Зонтик многоцветковый, полушаровидный или почти шаровидный, 4—5 см

ТАБЛИЦА 2

Статистический анализ длины полярной оси пыльцевых зерен трех видов рода *Allium* (n=35)

Сравниваемые таксоны	Длина полярной оси			
	$M \pm m$	σ	V, %	P, %
A. schoenoprasum	34.56 ±0.3	1.77	5.12	0.86
A. ledebourianum	33.13 ±0.48	2.83	8.54	1.44
A. altyncolicum	42.63 ±0.2	1.19	2.79	0.47

Примечание. M — среднее арифметическое, m — его ошибка, σ — среднее квадратическое отклонение, V — коэффициент вариации, P — репрезентативность средней арифметической.

---

[1] Телецкое озеро по-алтайски называется Алтын-Коль — Золотое озеро.

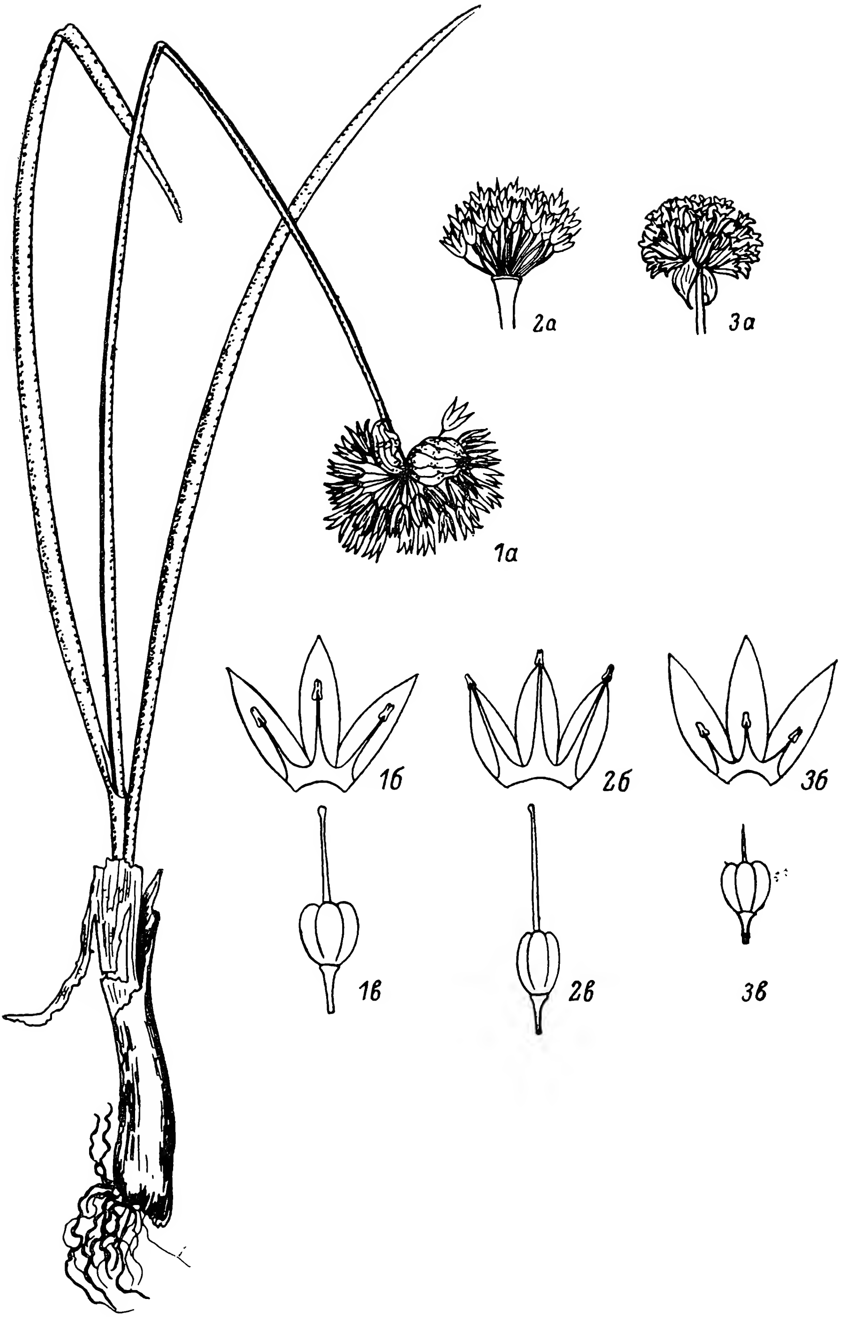


Рис. 1. Внешний вид, форма зонтиков и детали цветков трех видов рода *Allium*.
1 — *A. altyncolicum*, *2* — *A. ledebourianum*, *3* — *A. schoenoprasum*. *а* — общий вид или форма зонтика, *б* — часть околоцветника, *в* — гинецей.

в диам., рыхловатый. Цветоножки в 1—1.5 (2) раза длиннее околоцветника, при основании без прицветничков. Листочки околоцветника блестящие, бледно-розовые, с темной жилкой, 7—13 мм дл., линейно-ланцетные, острые. Нити тычинок на $^{1}/_{3}$ короче листочков околоцветника, шиловидные, у основания расширенные и здесь между собой сросшиеся. 2n=32.

Тип: Алтай, Телецкое озеро, Камгинский залив, устье р. Малый Мионок, на галечнике по берегу, 21 VII 1985, Н. Фризен (LE, изотип NS).

Родство. От *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum* отличается длиной цветоножек, нитей тычинок и столбика, числом хромосом (2n=32, а не 16).

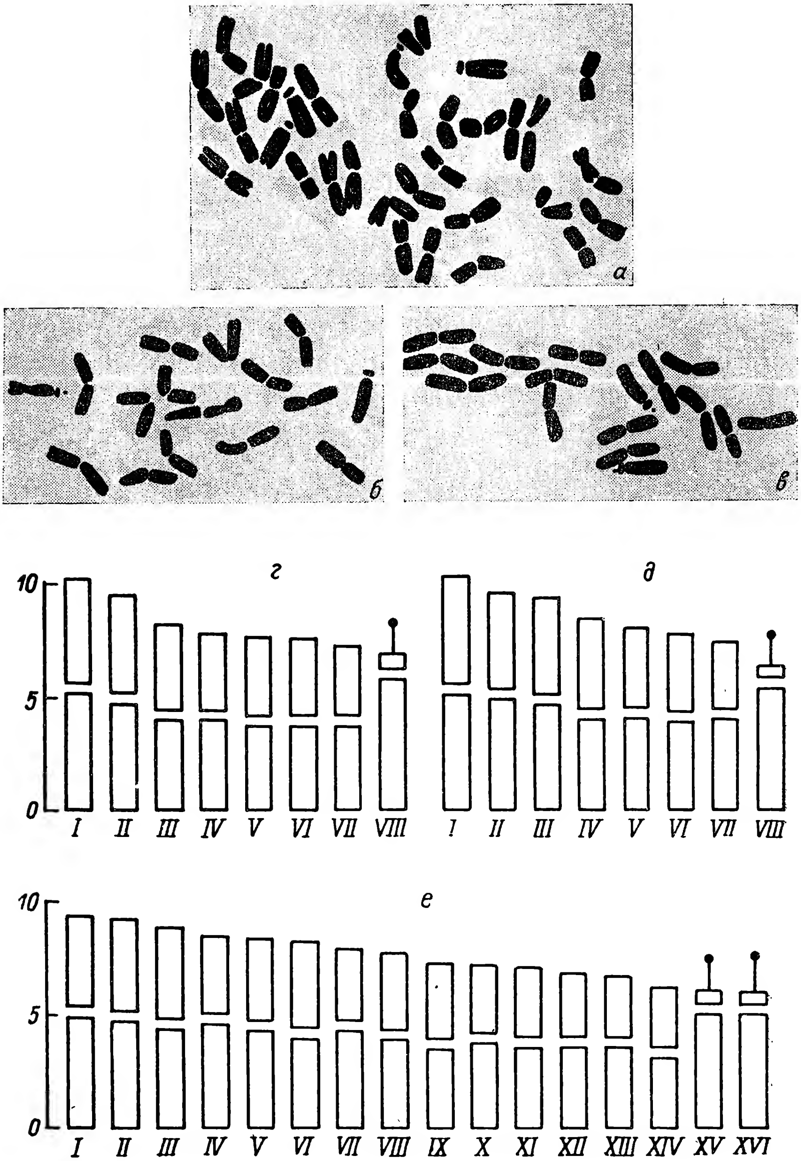


Рис. 2. Метафазные пластинки и кариограммы трех видов рода *Allium*.

а—в — метафазные пластинки, *г—е* — кариограммы, *а*, *е* — *A. altyncolicum*, *б*, *г* — *A. schoenoprasum*, *в*, *д* — *A. ledebourianum*.

Для подтверждения самостоятельности *A. altyncolicum* мы предприняли специальное изучение растений с Телецкого озера. Летом 1985 г. посетили Телецкое озеро и собрали материал для кариологического и морфологического анализов. Растения с Телецкого озера промежуточны по морфологическим признакам между видами *A. ledebourianum* и *A. schoenoprasum* (табл. 1, рис. 1).

В табл. 2 приведены результаты статистического анализа (Шмидт, 1984) длины полярной оси пыльцевых зерен исследуемых таксонов. Средние арифметические размеры полярной оси пыльцы *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum* различаются незначительно, всего на 1.4 мкм. В то же время размеры полярной оси пыльцы *A. altyncolicum* отличаются от сравниваемых видов почти на 10 мкм.

Все образцы, собранные нами в северной части Телецкого озера, оказались тетраплоидными. Методика кариологического анализа описана нами ранее (Фризен, 1985б). Гербарные образцы хранятся в гербарии им. М. Г. Попова (NS).

Исследованные образцы: 2n=32. Алтай, Телецкое озеро: 1 — Мыс Чечелган, 1985; 2 — Камгинский залив, мыс Акулин, 1985; 3 — Кам-

ТАБЛИЦА 3

Морфометрическая характеристика хромосом *Allium altyncolicum*

Характеристика	Порядковые номера хромосомных пар															
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI
L	8.9	8.8	8.1	8.1	7.9	7.8	7.4	7.3	6.8	6.8	6.6	6.4	6.2	5.7	5.7	5.5
I^c	44.9	46.5	49.3	43.2	45.5	48.7	41.9	46.6	48.5	44.1	46.9	43.7	43.5	45.6	10.3	9.1

Примечание. Здесь и в табл. 4: L — общая длина хромосом, мкм: I^c — центромерный индекс, %.

гинский залив, устье р. Малый Мионок, 1985; 4 — Камгинский залив, устье р. Камги, Н. Золотухин, 1980; 5 — Камгинский залив, устье р. Аткичу, 1985; 6 — мыс Айран, 1985; 7 — залив Идып, 1985; 8 — устье р. Колдор, 1985; 9 — мыс Ажи, 1985; 10 — устье р. Малый Естюбе, 1985.

Кариотип изучен у образца с устья р. Камги.

ТАБЛИЦА 4

Морфометрическая характеристика хромосом *Allium schoenoprasum* и *A. ledebourianum*

Хромосомные пары	*A. schoenoprasum*		*A. ledebourianum*	
	L	I^c	L	I^c
I	9.7	46.3	9.9	49.4
II	9.0	47.7	9.2	46.7
III	7.8	48.7	8.9	48.3
IV	7.3	45.2	8.0	49.9
V	7.2	48.6	7.7	46.8
VI	7.1	47.8	7.3	47.9
VII	6.8	44.1	7.0	42.8
VIII	6.5	10.7	5.9	8.4

Алтай, Телецкое озеро, Камгинский залив, устье р. Камги, Золотухин, 1980. 2n=32. L_{2n}=227.8 мкм, TI^c=42.1 %, $K_{2n}=28m+4a^s$ (табл. 3; рис. 2, *а*, *е*).

Для сравнения приводим кариотипы *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum* с Алтая.

A. schoenoprasum. Алтай, хр. Холзун, верховье р. Банной, 2n=16. L_{2n}=122.8 мкм, TI^c=43.1 %, $K_{2n}=14m+2a^s$ (табл. 4; рис. 2, *б*, *г*).

A. ledebourianum. Алтай, хр. Холзун, верховье р. Банной, 1984, 2n=16. L_{2n}=127.8 мкм, TI^c=43.9 %, $K_{2n}=14m+2a^s$ (табл. 4; рис. 2, *в*, *д*).

A. Levan (1936), исследовав образцы *A. schoenoprasum* с Телецкого озера, которые ему передал Turesson, объясняет происхождение тетраплоидности автополиплоидией из-за наличия в мейозе квадривалентов. Однако это весьма маловероятно, поскольку тетраплоид имеет промежуточные признаки между двумя видами и гораздо легче связать его происхождение с гибридизацией между *A. schoenoprasum* и *A. ledebourianum* и последующей полиплоидизацией. Обра-

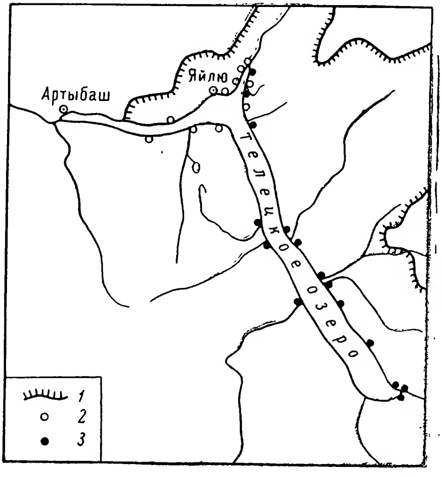


Рис. 3. Ареал *Allium altyncolicum*.

1 — граница Алтайского государственного заповедника; 2, 3 — местонахождения *A. altyncolicum* (2 — места сбора образцов для кариологического анализа).

зование в мейозе квадривалентов может являться результатом генетической близости родительских видов (рис. 2). Предположение о гибридогенном происхождении тетраплоида высказали также Л. А. Малахова и Л. Д. Аверина (1978), изучившие тетраплоидные растения с Кыгчинского залива (южная часть Телецкого озера, рис. 3). Наблюдения в природе и изучение гербарных материалов с Алтая и Телецкого озера, хранящихся в гербариях Новосибирска (NS), Томска (ТК) и Алтайского государственного заповедника (АГЗ, пос. Яйлю), в частности, показали, что *A. altyncolicum* распространен только в литоральной зоне Телецкого озера (рис. 3). По склонам к Телецкому озеру, в долинах рек и высокогорьях произрастает обычный *A. schoenoprasum*.

Считаю своим долгом поблагодарить заместителя директора Алтайского государственного заповедника Н. И. Золотухина за помощь при сборе материала на Телецком озере и предоставлении гербарного материала для работы, а также сотрудника лаборатории систематики Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР В. В. Зуева за выполнение рисунка растения.

ЛИТЕРАТУРА

Введенский А. И. Род Лук — *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 12—280. — *Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С.* Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 286 с. — *Крылов П. Н.* Флора Алтая и Томской губернии. Т. 6. Томск, 1912, с. 1253—1534. — *Малахова Л. А., Аверина Л. Д.* Хромосомные расы у представителей лилейных и их распространение в природных популяциях Западной Сибири. — В кн.: Пробл. эволюц. и популяционной генетики. Махачкала: Изд-во Даг. фил. АН СССР, 1978, с. 12—18. — *Фризен Н. В.* Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири. — Бот. журн., 1985а, т. 70, № 7, с. 1001—1002. — *Фризен Н. В.* Новый вид *Allium vodopjanovae* (*Alliaceae*) из Южной Сибири и Монголии. — Бот. журн., 1985б, т. 70, № 9, с. 1247—1254. — *Фризен Н. В.* Числа хромосом представителей семейства *Alliaceae* из Сибири. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 1, с. 113—115. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. — *Levan A.* Zytologische Studien an *Allium schoenoprasum*. — Hereditas, 1936, Bd 22, Hf 1, S. 1—126. — *Turesson G.* Über verschiedene Chromosomenzahlen in *Allium schoenoprasum* L. — Bot. Not., 1931, vol. 86, N 1, p. 15—20.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 10 VI 1986.

УДК 582.675.1 : 581.4 (—925.34/.36)

Бот. журн., т. 72, № 6

Р. П. Чаудхари

ТАКСОНОМИЯ *ANEMONE RUPICOLA* (*RANUNCULACEAE*) И НОВЫЙ ВИД ИЗ ГИМАЛАЕВ

R. P. CHAUDHARY. TAXONOMY OF *ANEMONE RUPICOLA* (*RANUNCULACEAE*) AND A NEW SPECIES FROM THE HIMALAYAS

В пределах *Anemone rupicola* описан 1 новый подвид и сделаны 2 новые комбинации подвидового ранга. Описан близкий к *A. rupicola*, новый для науки вид *A. wendelboii* из Гималаев. Анализ поверхности пыльцевых зерен показал различия между данным видом и подвидами *A. rupicola*.

Anemone rupicola Cambess. представляет собой многолетнее травянистое растение. Вид распространен в субальпийском и альпийском поясах горных хребтов западного Китая и Гималаев, доходит на западе до Каракорума.

Данный вид был описан J. Cambessedes (1844) по гербарным образцам, собранным V. Jacquemont в Пир Панзале (Кашмир). Его систематическое положение определяется исследователями различным образом. J. Hooker и T. Thomson (1855) считали этот вид близким к *A. sylvestris* L. и помещали его в секцию *Eriocephalus* Hook. fil. et Thoms. Позднее E. Ulbrich (1906), изучавший более подробно виды рода *Anemone* L., включал *A. rupicola* в ряд *Oriba* (Adans.)

Ulbr., выделенный в пределах данной секции. Другие исследователи придавали ряду *Oriba* более высокий таксономический ранг: секция *Oriba* (Adans.) Spach (Spach, 1939; Tamura, 1967) или подрод *Oriba* (Adans.) Juz. (Юзепчук, 1937). Секция *Oriba* является типовой секцией рода (Hepper, 1972; Wang, 1980), поэтому, согласно современным правилам ботанической номенклатуры, ей соответствует название *Anemone*. На основании изучения морфологических признаков корня, листа и семени мы убедились в том, что *A. rupicola* сходен с другими представителями этой секции и, следовательно, принадлежит к секции *Anemone*.

В пределах своего довольно широкого ареала вид подвержен значительной изменчивости. На это обратили внимание еще Hooker и Thomson (1855). В его рамках они выделили две разновидности: *sericea* Hook. fil. et Thoms., которая характеризуется обильно опушенными и зубчатыми листьями, и *glabriuscula* Hook. fil. et Thoms., обладающая почти голыми и пильчатыми листьями. С подобным делением согласились и другие авторы (Hooker, 1872; Tamura, 1962; Steward, 1972, и др.).

В результате исследования мы пришли к выводу, что в пределах *A. rupicola* существуют 4 подвида. В настоящей работе приводятся описание одного нового подвида, а также две новые комбинации подвидов. Кроме того, описан новый, близкий к *A. rupicola* вид *A. wendelboii* Chaudhary. Составлен ключ для определения этого вида и подвидов *A. rupicola*, приводится географическое распространение данных таксонов.

Материал и методика исследования

В работе были использованы коллекционный материал, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а также материалы, полученные из различных гербариев других стран (BM, CAL, DD, K, KATH, P, S).

Для анализа пыльцевых зерен мы использовали следующие экземпляры: J. D. A. Stainton 906 (BM, KATH), J. D. Hooker (S, P), J. F. Rock 17677 (S), G. L. Webster and E. Nasir 6136 (S), Per Wendelbo (S). Изучение пыльцевых зерен проводили с помощью светового микроскопа МБИ-3. Препараты были изготовлены ацетолизным методом G. Erdtman (1966). Измерения выполняли винтовым окуляром-микрометром МОВ-15. Поверхность пыльцевых зерен исследовали на сканирующем электронном микроскопе JSM-35. При этом пыльцевые зерна фиксировали на столике без какой-либо предварительной обработки, затем напыляли золотом.

Результаты исследования

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ *A. WENDELBOII* И ПОДВИДОВ *A. RUPICOLA*

I. Прикорневые листья трехрассеченные, стеблевые сидячие.
  1. Прикорневые листья сердцевидные, края листьев пильчатые, рыльца пестиков тупые.
  2. Листья голые, края листьев мелкопильчатые . . . . 1. *A. rupicola* subsp. *rupicola*
  3. Листья голые, края листьев глубокопильчатые . . . . 3. *A. rupicola* subsp. *laceratoincisa*
  1. Прикорневые листья сердцевидные или почковидные, края листьев зубчатые или острогородчатые, рыльца пестиков шиловидные.
  2. Прикорневые листья сердцевидные, с шелковистым опушением, края листьев зубчатые . . . . 2. *A. rupicola* subsp. *sericea*
  3. Прикорневые листья почковидные, голые, с острогородчатым краем . . . . 4. *A. rupicola* subsp. *reniformis*

II. Прикорневые листья перисто-раздельные, стеблевые на черешках . . . . 5. *A. wendelboii*

1. *A. rupicola* subsp. *rupicola*. — *A. rupicola* Cambess. 1844, in Jacquemont, Voy. Bot. 4 : 5; Tamura, 1962, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 19, 2—3 : 76;

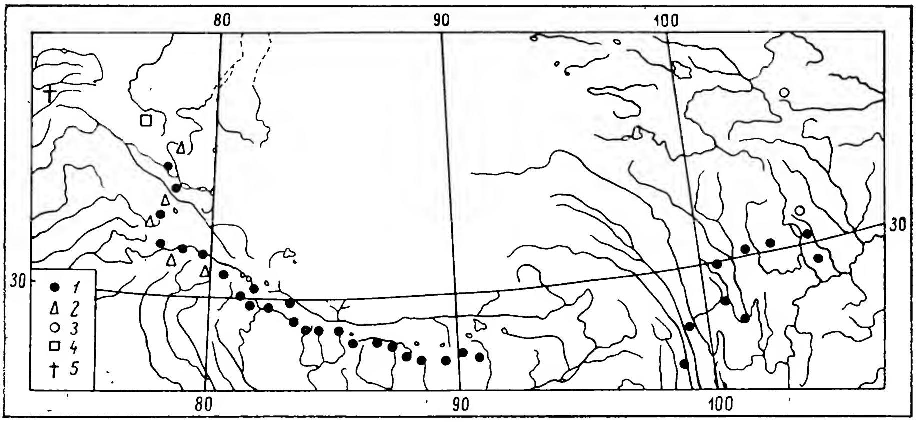


Рис. 1. Местонахождение *Anemone wendelboii* (*5*) и географическое распространение подвидов *A. rupicola*.

1 — subsp. *rupicola*; *2* — subsp. *sericea*; *3* — subsp. *laceratoincisa*; *4* — subsp. *reniformis*.

Hara, 1975, Fl. E. Himal. 3 : 36. — *A. rupicola* var. *glabriuscula* Hook. fil. et Thoms. 1855, Fl. Ind. 1 : 20; Hook. fil. 1872, Fl. Brit. Ind. 1, 1 : 8; Ulbrich, 1906, in Engler, Bot. Jahrb. 37 : 257. — Ic.: Cambess. 1844, l. c. : tab. 2.

Корневище цилиндрическое, деревянистое. Прикорневые листья на черешках (3) 6—12 (14) см дл., в числе 3—6, с 3-рассеченной сердцевидной почти голой пластинкой с клиновидным или усеченным основанием, 2—5 см дл., 3.5—8 см шир., сегменты в числе 3—5, раздельные, полусидячие, широкояйцевидные, с мелкопильчатым краем. Стеблевые листья сидячие, 3-раздельные, широкообратнояйцевидные, в основании шелковистоопушенные, 2—4 см дл., 3—4.5 см шир., в числе 2—3. Цветоносный побег обычно 1-цветковый, реже 2-цветковый, голый или слабоопушенный, (6) 8—24 см выс. Цветоножки 2.5 — 5.5 (7) см дл. Чашелистики эллиптические или обратнояйцевидные, белые или у основания желтые, желто-золотистые, реже голубые, снизу войлочные, 2—3 см дл., 1.5—2 см шир., в числе 5. Тычинки 6—8 мм дл., многочисленные, с продолговато-эллиптическими пыльниками и тонкими тычиночными нитями. Гинецей с многочисленными плодолистиками 2—3 мм дл., с яйцевидными сжатыми завязями и изогнутыми тупыми рыльцами. Орешки почти ромбовидные, слегка утолщенные, в верхней части с длинными волосками.

Лектотип: Supra Jugum, Pir Panjal in regno Cachemir, alt. circ. 4000 m, 21 June 1831, Jacquemont 556 (P!).

Распространение. Гималаи (Кашмир, Непал, Бутан, Сикким), Южный Китай (рис. 1).

Изученные гербарные образцы. Nepal: Trail to Tilicho, growing on south sloping rocky mountain side, 3900 m, flowers white, leaves purplish below, 5 June 1971, Sir Colville Barclay and P. M. Synge 2487 (K); Lulo khola, growing on dry slopes, perianth white, 4270 m, Polunin. Sykes and Williams 3491 (KATH, BM); Nepal, 25 Sept. 1924, Sir Clive Wigram (BM, K); Langsisa kharka, 4420 m, grassy slopes, white with tinged purple on outer side of petals, 15 June 1949, O. Polunin 395 (BM); West Nepal, Dolno saldang (Lat. 29°18′ N; Long. 83°5′ E), 4270 m, Caragana steffe, petals white, 26 June 1963, J. D. A. Stainton 4362 (BM, KATH); Arun-Tamur watershed, S. of Topke gola, 4270 m, on open slopes, corolla white tinged with blue, filaments and anthers yellow, 9 July 1956, J. D. A. Stainton 906 (BM, KATH); Muktinath (Lat. 28°49′ N; Long. 85°51′ E), 3700 m, 19 May 1974, J. F. Dobremez DBR NEP N 3046 (BM, KATH); Muktinath, 4270 m, flowers white, July 1965, Shrestha and Bistha 2457 (KATH); N. P. Manandhar 74 675 (BM); C. Nepal, Cha Lungpa, 4025 m, rather common in moist alpine scrub, N. facing slope, 4 Aug. 1977, G. Miehe 422 (BM); W. Nepal, opposite Budhi village, 3050—3355 m, 18 July 1886, J. F. Duthie 5273 (LE); Kali Gandaki, ESE Thini, 3965 m, N. facing slope, 18 Feb. 1977, Miehe 217 (BM); Tukucha, Kaligandaki, 3050 m, on grassy slopes, petals white, filaments greenish yellow,

13 June 1954, Stainton, Sykes and Williams 1086 (CAL); Chety, 2895—3050 m, growing in wet forest, petals white with light purple, June 1965, T. B. Shrestha 4226 (KATH); J. D. A. Stainton 4944 (KATH); Chote keingaon (Mahakali zone), 3660 m, flowers white, abundant on open slope, 21 June 1966, T. B. Shrestha 5150 (KATH); Manang, 4300 m, small herb on hill slopes, flowers white, violet streaks on the lower surface of the corolla, 15 May 1974, Dobremez and Manandhar 74599 (KATH); Thar (Lat. 29°51′ N; Long. 81°1′ E), 2700 m, fleurs blanches, foret, J. E. Dobremez DBR NEP N 2250 (KATH); Barbung khola, near Tachungaon, 3505 m, growing on grassy slopes in clearing in *Pinus* forest, flowers white, anthers yellow, 4 June 1952, Polunin, Sykes and Williams 1071 (KATH); Rohagaon, Suli ghad, 3505 m, in grassy southern facing, well drained slopes, flowers white, 5 June 1952, Polunin, Sykes and Williams 2159 (KATH, P, LE); Dozan khola, 3660 m, on dry slopes of loose stones, margines of leaves brown, 31 May 1952, Polunin, Sykes and Williams 4234 (KATH); Baglung-Dolpu, 3400 m, on exposed stony place in birch forest, flowers white, 11 June 1980, Shakya and Roy 5620 (KATH); Wangeri, 3140 m, on exposed area in pine-birch forest, flowers white, anthers yellow, 13 June 1980, Shakya and Roy 15648 (KATH); Kalinchowk-Rupthang, 3535 m, on mountain ridge among *Rhododendron lepidotum*, flowers white with golden stamens, 3 July 1975, Shakya and Rajbhandari 2689 (KATH); Arun valley, Barun khola, North of Num, 3810 m, beneath shrubs, petals and filaments white, 12 June 1956, J. D. A. Stainton 669 (KATH); Topke gola (Lat. 27°5′ N; Long. 87°3′ E), 3900 m, small herb on open slope, sepals white 4 or 6, stamens many, carpels whitish, June 1972, H. Kanai. H. Ohasi, K. Iwatsuki, P. R. Shakya (Shakya 1768) (KATH); Simlu (Lat. 29°27′ N; Long. 83°11′ E), 3900 m, 9 May 1974, Dobremez DBR NEP N 2930 (KATH); Rigmi gaon, 5180 m, 2 June 1961, C. Jest 69, 73 (P); Tarap gaon, 5335 m, 23 June 1961, C. Jest 110, 143 (P).

India: Lahul Himalaya, 2745 m, 19 June 1888, J. R. Drummond 8281 (LE); N. W. Himalaya, Jaunsar, Deoban 2745 m, June 1896—1899, on rocks, J. F. Duthie 19859, 21092, 22568 (LE); Jaunsar, 2805 m, 27 May 1936, C. E. Parkinson 7003 (S, DD); Lahol, June 1856, Herb. Schlagintweit from India and High Asia 3681 (LE), 4085 (S); Lahul, Rasse, upper chenals, 3200 m, tufted perennial herb on north facing ridge, with snowy white flowers, common, 15 August 1971, U. C. Bhattacharyya 45343 (CAL); Lahul, Jhale, ca 3810 m, a white flowered herb on alpine meadows, 15 June 1941, N. L. Bor 9716 (DD); July 1938, N. L. Bor 71 (DD); Hazara, 1896, J. F. Duthie 19059 (LE); Siran valley, 2745—3050 m, 30 June 1896, Inayat Khan (LE); Kumaon, Dhauli village, 3660—3965 m, 3 Sept. 1884, J. F. Duthie 2659 (LE); Garhwal, Kanol, 2800 m, 18 June 1959, M. A. Rau 10307 (CAL); Punjab, Kyelong Lahul, 2895 m, herb on moist shady place, 8 August 1916, R. E. Cooper (collected for A. K. Bulley, Esq. Cheshire) 5344 (P); SIKKIM; subalpine, 3355—3965 m, J. D. Hooker (P); BHUTAN: N. E. Bhutan, 13 June 1957, Carl G. Alm 17425 (S); Bhutan, B. J. Gould 2125 (S); Lingsi Dzong, 4115 m, perianth white, purplish, on under surface of leaves red purple, herb growing in grass amongst boulders on a glacial morain, 26 May 1949, Ludlow, Sherriff and Hicks 16315 (KATH); Pangotang Tsampa (Lat. 27°5′ N; Long. 90°42′ E), 3810 m, corolla white, faintly purple on outside, on steep hill side among dwarf *Rhododendron*, Ludlow, Sherriff and Hicks 19135 (KATH); CHINA: Chumbi valley, Gautsa 3810 m, a large white flowered herb, 15 June 1954, Bor and Kirat Ram 20367 (S); Chumbi and Phari, flowers white, July 1879, Dungboo (LE); Ronaphar valley, 3660—3965 m, flowers white with yellow centre in clefts on rock, June 1924, Major R. W. G. Hingston 80, 102 (K); Yunnan, 3965—4270 m, flowers white, purplish or bluish outside, alpine gravelling slopes, June 1923, J. F. Rock 9275, 10322 (S); Yunnan, 4050 m, 16 July 1914, Handell-Mazzetti 3551 (S); S. W. Czechwan, 4600 m, 1929, J. F. Rock 17677 (P); Sutchuen occid. Ta Tsien Lou, fl. blanches in Jullen, J. A. Soulie 824 (P); W. China, 2590 m, E. H. Wilson 3053 (P).

2. **A. rupicola subsp. sericea (Hook. fil. et Thoms.) Chaudhary comb. nov.** — *A. rupicola* var. *sericea* Hook. fil. et Thoms. 1855, Fl. Ind. 1 : 20; Hook. fil. 1872, Fl. Brit. Ind. 1, 1 : 8; Ulbrich, 1906, in Engler, Bot. Jahrb. 37 : 257; Steward, 1972, Fl. West Pakist. : 261.

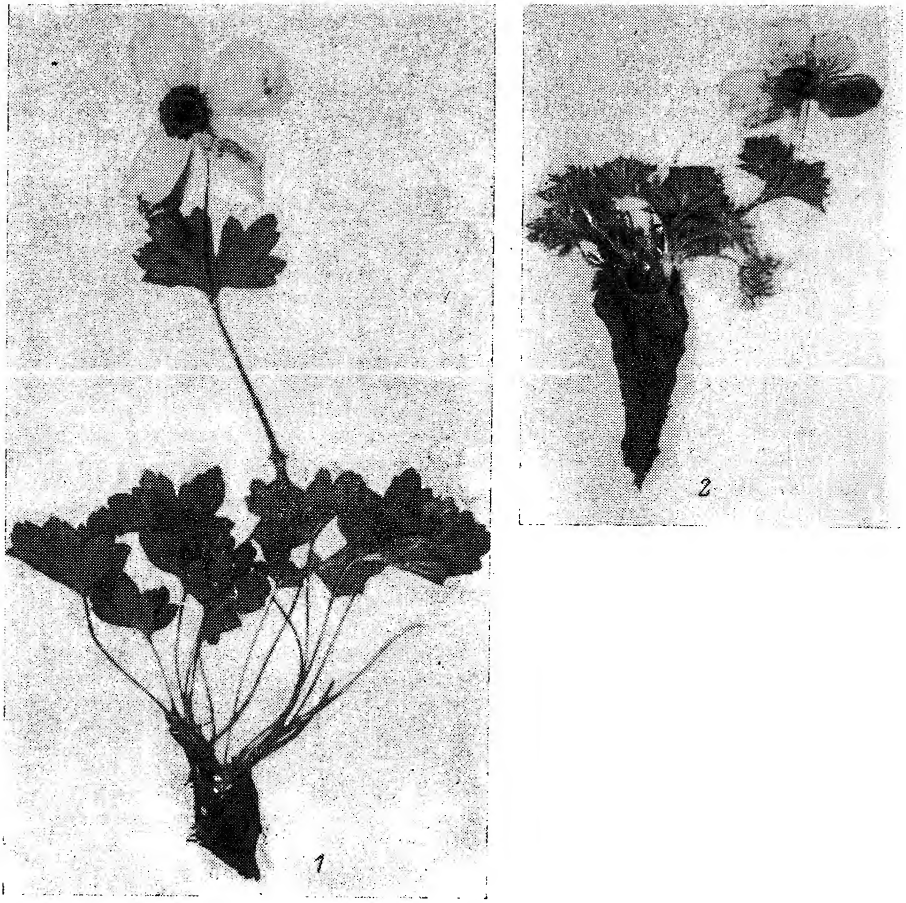


Рис. 2. Типы *Anemone rupicola* subsp. *reniformis (1)* и *A. wendelboii (2)*.

Корневище цилиндрическое, деревянистое. Прикорневые листья на длинных черешках (5—7 см), многочисленные, с 3-рассеченной сердцевидной шелковистоопушенной пластинкой с клиновидным основанием, 2—3 см дл., 3—5 см шир., с полусидячими, 3—5-раздельными, в очертании яйцевидными, по краю зубчатыми сегментами. Стеблевые листья сидячие, 3-раздельные, в очертании обратнояйцевидные, шелковистоопушенные, 2.5—3 см дл., 2—2.5 см шир., в числе 3. Цветоносный побег 1-цветковый, шелковистый, 7—15 см выс. Цветоножки 4—7 см дл. Чашелистики эллиптические, белые, в основании голубые или красные, снизу опушенные, 2.5—3 см дл., 1.5—2.0 см шир., в числе 5. Тычинки 4—7 мм дл., многочисленные, с продолговато-эллиптическими пыльниками и тонкими тычиночными нитями. Гинецей с многочисленными плодолистиками 2—3 мм дл., с яйцевидными немного сжатыми завязями и изогнутыми шиловидными рыльцами.

Тип: Zaunsar, 4575 m, J. D. Hooker (K, non vidi, topotypi S, P!).

Распространение. Северо-Западные Гималаи (рис. 1, *2*).

Изученные гербарные образцы. India: W. Himalayas, Ladak Kashmir, 4575 m, on watered slope, flowers white, washed outside with blue purple, 31 August 1931, W. Koelz 2786 (S, LE); Ladak, July 1856, Herb Schlagintweit 6551 (LE, P), 5266 (S); Hazara, Kagan valley, 3505 m, 23 June 1899, Inayat Khan (LE); Kashmir, Baltistan, 3355—3660 m, 29 June 1892, J. F. Duthie 11661 (LE); Yarkand Expedition 1870, May—June (LE); Zaunsar, 4575 m, J. D. Hooker (S, P); Kashmir, temperate, 2745—3050 m, J. D. Hooker (P).

3. **A. rupicola subsp. laceratoincisa (W. T. Wang) Chaudhary comb. nov.** — *A. laceratoincisa* W. T. Wang, 1980, Fl. Reip. Pop. Sin. 28 : 349.

Корневище цилиндрическое, деревянистое. Прикорневые листья на черешках 4—10 см дл., многочисленные, с 3-рассеченной сердцевидной почти голой пластинкой с клиновидным основанием, 2—3.5 см дл., 2.5—4 см шир., с полусидячими, глубоко 3—5-рассеченными, в очертании яйцевидными, по краю пильчатыми сегментами. Стеблевые листья сидячие, глубоко 3-раздельные, в очертании яйцевидные, в основании слабоопушенные, 1.5—2 см дл., 2—2.5 см шир., в числе 2—3. Цветоносный побег 1-цветковый, почти голый, 7—16 см выс. Цветоножки 2.5—4 см дл. Чашелистики эллиптические, белые, снизу шелковистые, 2—2.5 см дл., 1.4—1.6 см шир., в числе 5. Тычинки около 4 мм дл., многочисленные, с эллиптическими пыльниками и тонкими тычиночными нитями. Гинецей с многочисленными плодолистиками 2 мм дл., с яйцевидными сжатыми завязями и изогнутыми шиловидными рыльцами.

Тип: Gansu (Kansu), Wenxien Yazia, ? 125 (PE!).

Распространение. Юго-Западный и Северо-Западный Китай (провинции Ганьсу и Сычуань) (рис. 1, *3*).

Изученные гербарные образцы. Szechwan, Mimya Konka snow range, east of Yulong Hsi, 4600 m, June 1929, J. F. Rock 17677 (S).

4. **A. rupicola subsp. reniformis Chaudhary subsp. nov.** — Rhizoma cylindrica, lignosa. Folia radicalia longe petiolata, petiolis 6—10 cm longis, numerosa, trisecta, lamina subglabra, vel subtus pilosiusculi, ambitu rotundo-ovata, basi reniformi, 2.5—3 cm longa, 3.5—4.5 cm lata, segmentis trilobis, margine acute crenatis, circuitu rotundato-ovatis, tripartitis, sessilibus. Folia caulina sessilia, tripartita, circuitu obovata, basi sericeopubescentia, 2—2.5 cm longa, 1.75—2.5 cm lata, 3. Caulis florifer uniflorus, sparse pubescens, 15—20 cm altus. Pedicelli 4—6 cm longi. Sepala elliptica vel obovata, basi caerulescentia, extra pubescentia, 2.5—3 cm longa, 1.5—2 cm lata, in numero 5. Stamina circa 4 mm longa, numerosa, antheris ellipticis et filamentis tenuibus. Gynoeceum carpellis numerosis, 2—3 mm longis, ovariis complanatis, ovatis et stigmatibus subulatis curvatis.

Typus: Karakoram range, upper end Hunshe valley, near waterfall and cliffs on east side of Hushe R. opposite Shahircho, alt. 3810—3965 m, sepals bluish—tinged beneath, 15 July 1955, G. L. Webster and E. Nasir 6136 (S!).

Affinitas. *A. rupicola* subsp. *reniformis* a subsp. rupicola foliis margine acute crenatis basi reniformibus differt.

Distributio. E loco classico tantum nota (fortasse NW Himalayas?).

Корневище цилиндрическое, деревянистое. Прикорневые листья на длинных (6—10 см) черешках, многочисленные, с 3-рассеченной в очертании округлояйцевидной почти голой или снизу слабоопушенной пластинкой с почковидным основанием, 2.5—3 см дл., 3.5—4.5 см шир., с сидячими, 3-лопастными, в очертании обратнояйцевидными, по краю острогородчатыми сегментами. Стеблевые листья сидячие, 3-раздельные, в очертании обратнояйцевидные, в основании шелковистоопушенные, 2—2.5 см дл., 1.75—2.5 см шир., в числе 3. Цветоносный побег 1-цветковый, слабоопушенный, 15—20 см выс. Цветоножки 4—6 см дл. Чашелистики эллиптические или обратнояйцевидные, в основании синеватые, снаружи опушенные, 2.5—3 см дл., 1.5—2 см шир., в числе 5. Тычинки около 4 мм дл., многочисленные, с эллиптическими пыльниками и тонкими тычиночными нитями. Гинецей с многочисленными плодолистиками 2—3 мм дл., с яйцевидными сжатыми завязями и отогнутыми шиловидными рыльцами.

Тип: Karakoram range, upper end Hunshe valley, near waterfall and cliffs on east side of Hushe R. opposite Shahircho, alt. 3810—3965 m, sepals bluish—tinged beneath, 15 July 1955, G. L. Webster and E. Nasir 6136 (S!) (рис. 2, *1*).

Распространение. Известен из местонахождения типа (возможно, Северо-Западные Гималаи) (рис. 1, *4*).

Родство: *A. rupicola* subsp. *reniformis* отличается от subsp. *rupicola* почковидным основанием прикорневых листьев и острогородчатыми краями.

5. **A. wendelboii Chaudhary sp. nov.** — Rhizoma cylindrica, lignosa, collum saepe residuis petiolorum dense obtectum. Folia radicalia petiolata, petiolis 1.5—2 cm longis, numerosa, lamina trisecta, subtus sericeo pilosa, cordata, basi

cuneata, 0.75—1.25 cm longa, 1.25—1.75 cm lata, segmentis subsessilibus, pinnatipartitis, margine grosse dentata, circuitu rotundato-ovatis. Folia caulina petiolata, pinnatipartita, circuitu ovata, sericeo-pilosa, 0.75—1.25 cm longa, 1—1.5 cm lata, in numero 3. Caulis florifer uniflorus, pilosiusculis, 4—6 cm altus. Pedicellis 2 cm longi. Sepala elliptica vel obovata, extus dense pubescentia, 1.5—2 cm longa, 1—1.5 cm lata, in numero 5. Stamina circa 4—5 mm longa, numerosa, antheris ellipticis et filamentis tenuibus. Gynoeceum carpellis numerosis, 2—3 mm longis, ovariis complanatis oblongo-ovatis, stigmatibus subulatis curvatis.

Typus: Pakistan, Chitral, above Marmano Shal, ca 4000 m, 8 July 1950, The Norweign Himalaya Expedition 1950, Per Wendelbo (S!).

Affinitas. A specie proxima *A. rupicola* foliis radicalibus pinnatipartitis subtus sericeo-pubescentibus, foliis caulinis petiolatis differt.

Distributio. E loco classico tantum (fortasse NW Himalayas ?).

Корневище цилиндрическое, деревянистое, корневая шейка часто густо одета остатками листовых черешков. Прикорневые листья на черешках 1.5—2 см дл., многочисленные, с 3-рассеченной, сердцевидной, снизу шелковисто-волосистой пластинкой с клиновидным основанием, 0.75—1.25 см дл., 1.25—1.75 см шир., с полусидячими, перисто-раздельными, в очертании округлояйцевидными, по краю крупнозубчатыми сегментами. Стеблевые листья на черешках, перисто-раздельные, в очертании яйцевидные, шелковистоволосистые, 0.75—1.25 см дл., 1—1.5 см шир., в числе 3. Цветоносный побег 1-цветковый, слегка волосистый, 4—6 см выс. Цветоножки 2 см дл. Чашелистики эллиптические или обратнояйцевидные, снаружи густоопушенные, 1.5—2 см дл., 1—1.5 см шир., в числе 5. Тычинки 4—5 мм дл., многочисленные, с эллиптическими пыльниками и тонкими тычиночными нитями. Гинецей с многочисленными плодолистиками 2—3 мм дл., с продолговато-яйцевидными сжатыми завязями и отогнутыми острошиловидными рыльцами.

Тип: Pakistan, Chitral, above Marmano Shal, ca 4000 m, 8 July 1950, The Norweign Himalaya Expedition 1950, Per Wendelbo (S!) (рис. 2, *2*).

Распространение. Известен из местонахождения типа (возможно, Северо-Западные Гималаи) (рис. 1, *5*).

Родство. *A. wendelboii* близок к *A. rupicola*, но отличается от него перисто-раздельными шелковистоопушенными с нижней стороны прикорневыми листьями, стеблевыми листьями на черешках.

Результаты исследования были подтверждены палинологическими данными. Пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздные, полярная ось 22—26 мкм, почти шаровидные, в очертании почти округлые, борозды 6—8 мкм дл., 2—3 мкм шир., с более или менее параллельными краями. Экзина 1.6—2.0 мкм, слегка утолщенная на полюсах. Поверхность пыльцевых зерен мелкошипиковатая, частота и равномерность расположения шипиков у разных подвидов варьируют. У *A. rupicola* subsp. *rupicola* шипики довольно частые, неравномерно расположенные (см. таблицу, *1*, *2*); у *A. rupicola* subsp. *sericea* шипики более редкие, равномерно расположенные (см. таблицу, *3*); у *A. rupicola* subsp. *reniformis* шипики реже и неравномерно расположенные (см. таблицу, *4*); у *A. rupicola* subsp. *laceratoincisa*, так же как и у *A. wendelboii* (см. таблицу, *5*), шипики часто и равномерно расположенные (см. таблицу, *6*).

ЛИТЕРАТУРА

Юзепчук С. В. Род Ветреница — *Anemone* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 236—282. — *Cambessedes J. Anemone rupicola* Cambess. — In: V. Jacquemont. Voyage dans L'Inde. Botanique. Vol. 4. Paris, 1844, p. 5. — *Erdtmann G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. New York; London: Hafner Publ. Co., 1966. 553 p. — *Hepper F. N. Anemone bucharica.* — Curtis's Bot. Mag. 1972, vol. 179, pt. 1. 622 p. — *Hooker J. D.* Flora of British India. Vol. 1. London, 1872, p. 7—10. — *Hooker J. D.*, *Thomson T.* Flora Indica. Vol. 1. London, 1855, p. 19—25. — *Spach E.* Histoire naturelle des vegetaux. Vol. 7. Paris, 1839. 246 p. — *Steward R. R.* Flora of west Pakistan. Rawalpindi, 1972. 1028 p. — *Tamura M. Ranunculaceae* of Bhutan collected by S. Nakao in 1958. — Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 1962., vol. 19, N 2—3, p. 75—76. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. VII. — Sci. Rep., 1967, vol. 16, N 2, p. 21—43. — *Ulbrich E.* Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung

Anemone L. — Bot. Jahrb., 1906, Bd 37, Hf 2—3, S. 172—334. — *Wang Wein-Tsei. Anemone* L. — In: Flora Republicae Popularis Sinicae. Vol. 28. Academiae Sinicae, 1980, p. 31—33, 349—350.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1986.

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (575.4)

Бот. журн., т. 72, № 6

М. Туляганова

НОВЫЙ ВИД РОДА *ALFREDIA* (*ASTERACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

M. TULYAGANOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ALFREDIA* (*ASTERACEAE*) FROM MIDDLE ASIA

Описан новый вид *Alfredia integrifolia*, произрастающий в Джунгарском Алатау (Казахстан).

Alfredia integrifolia (Iljin) Tuljaganova sp. nov. — *A. nivea* f. *integrifolia* Iljin, 1924, Изв. Главн. бот. сада РСФСР 23, 2 135. — Planta perennis, 90—130 cm alta. Caules recti, triente superiore pauciramosi, longitudinaliter sulcati, tenuiter albotomentosi. Folia tenuiter coriacea, oblonga, integra, margine aculeolis minutis tenuibus numerosis munita, supra viridia, sparse araneosa, subtus albo-tomentosa, nervis elevatis, radicalia et caulina inferiora petiolata, petiolis 10—17 cm longis, lamina 20—30 cm longa, 6—8 cm lata, media et superiora sessilia, semiamplexicaulia, 4—11 cm longa, 2—4 cm lata, ad apicem caulis diminuta. Calathidia singula, caules ramosque terminantia, ad 6 cm in diam. (involucri phyllis squarrosis inclusis). Involucrum multiseriatum; phylla numerosa coriacea, lineari-lanceolata, apice in acumen longum firmumque producte, dorso alboaraneosa et breviter nigro-pilosa, exteriora 15—22 mm longa, 1.5—2 mm lata, basi ciliata, media 16—18 mm longa, margine paleaceo irregulariter dilacerato 2—2.5 mm lato cincta, interiora longa, anguste lanceolata, 28—30 mm longa, 2 mm lata, exappendiculata vel interdum apice appendicibus subbilatatis ciliatis praedita. Corolla roseo-purpurea, 18—20 mm longa (in parte dilatata ca 12—13 mm longa, limbi laciniis ca 3 mm longis). Pappus pluriserialis, setulis inaequilongis fregilibus denticulatis basi in anulum coalitis. Achenia 6 mm longa, 2 mm lata, oblonga, compressa, longitudinaliter striata. Fl. Augusto, fr. Septembri.

In angustiis ad declivia lapidosa et saxosa.

Typus: Regio Semireczensk, distr. Dzherkent, castrum ad fl. Tyschkan, 8 VIII 1910, N 2565, A. Michelson, (LE).

Affinitas. Ab *A. nivea* Kar. et Kir., cui affinis est, foliis integnis (nec pinnatilobatis), involucri phyllis exterioribus 15—22 mm (nec 25—30 mm) longis necnon corolla in parte dilatata 12—13 mm (nec 15—20 mm) longis bene differt.

Многолетнее растение 90—130 см выс. Стебли прямые, в верхней трети маловетвистые, продольно-бороздчатые, тонкобеловойлочные. Листья тонкокожистые, продолговатые, цельные, по краю с мелкими многочисленными тонкими шипиками, сверху зеленые, рассеянно паутинистоопушенные, снизу беловойлочные, с выступающими жилками; прикорневые и нижние стеблевые — черешковые, с черешками от 10 до 17 см дл., с пластинкой листа 20—30 см дл. и 6—8 см шир.; средние и верхние стеблевые — сидячие, полустеблеобъемлющие, 4—11 см дл. и 2—4 см шир., к верхушке стебля уменьшающиеся. Корзинки одиночные на верхушке стебля и ветвей, до 6 см в диам. (с растопыренными листочками обертки). Обертка многорядная; листочки обертки многочисленные, кожистые, линейно-ланцетные, на верхушке вытянутые в длинное и крепкое остроконечие, по спинке белопаутинистые и с короткими черными волосками, наружные — 15—22 мм дл. и 1.5—2 мм шир., у основания реснитчатые, средние — 16—18 мм дл., по краю пленчатоокаймленные, в средней части с неравномерно разорванным пленчатым окаймлением (2—2.5 мм шир. каждой стороны), внутренние — длинные, узколанцетные, 28—30 мм дл. и 2 мм шир., без придатков или иногда наверху со слегка расширенными реснитчатыми придатками. Венчик розово-пурпурный, 18—20 мм дл. (в расширенной части около 12—13 мм дл., с долями отгиба около 3 мм дл.). Хохолок многорядный, с неравнодлинными ломкими зазубренными щетинками, у основания спаянными в колечко. Семянки 6 мм дл. и 2 мм шир., продолговатые, сжатые, вдоль штриховатые. Цветет в августе, плодоносит в сентябре.

В ущельях на каменистых и скалистых склонах.

Тип: Семиреченская обл., Джаркентский уезд, лагерь на р. Тишкан, 8 VIII 1910, № 2565, А. Михельсон (LE).

Исследованный экземпляр. Джунгарский Алатау, в ущелье у Каменистых ворот, 17 IX 1930, № 809, Е. Черняковская.

Родство. От близкого *A. nivea* Kar. et Kir. хорошо отличается цельными (а не перисто-лопастными) листьями, наружными листочками обертки 15—22 (а не 25—30) мм дл., а также венчиком с расширенной частью 12—13 (а не 15—20) мм дл.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 21 VIII 1986.

УДК 005 : 582.542.1 (597)

Бот. журн., т. 72, № 6

Нгуен то Куен

НОВЫЕ ВИДЫ БАМБУКОВ (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

NGUYEN TO QUYEN. NEW SPECIES OF BAMBOO (*POACEAE, BAMBUSOIDEAE*) FROM VIETNAM

Описаны новые виды бамбуков из Вьетнама.

Bambusa vinhphuensis Nguyen, sp. nov. — Culmi ad 15 m alt. et ad 9 cm in diam., inermes, vulgo arcte approximati, saepe arcuatim curvati, in parte superiore valde ramosi; foliorum squamiformium vaginae subcoriaceae, subtriangulares, flavescentes, ad 21 cm lg. et 20 cm lt., supra glabrae, subtus breviter pilosae, auriculatae, auriculis facile fragilibus, margine longe setosis; ligula brevis, margine setosa; foliorum normaliter evolutorum vaginae auriculis bene evolutis margine setosis; ligula subcoriacea, ca. 1 mm lg., breviter pilosa; laminae lanceolatae, vulgo 5.5—14 cm lg. et 1—1.5 cm lt., supra glabrae, subtus saepe breviter pilosae, nervis primariis 4—6 inter se non anastomosantibus; petioli ca. 1.5 mm lg. Spiculae 3—7 cm lg., sessiles, flavescenti-virides, floribus evolutis in numero 2—5, 4—7 (10) in nodis ramorum sat longorum (50—100 cm lg.); rachilla glabra et levis, prope basin florum evolutum articulata; glumae in numero 2—3, 6—9 mm lg., late lanceolatae, acutae, 11—13-nerves; lemmata florum evolutum 11—12 mm lg., late lanceolata, acuta, 17—19-nervia, glabra; callus glaber; paleae 12-nerves, bicarinatae, secus carinam breviter pilosae; lodiculae 3, paulo inaequales; stigmata 2.

Typus: Vietnam, prov. Vinh phu, Phu tho, Cau hai, silva montana, 24 VII 1972, Nguen boi Quynh (HNF [1]).

Affinitas. A speciebus proximis *B. multiplex* (Lour.) Raeusch. et *B. glaucescens* (Willd.) Siebold ex Munro paleis secus carinam breviter pilosis et stigmatis in numero 2 differt.

Стебли до 15 м выс. и 9 см в диам., без колючек, обычно тесно сближенные, часто дуговидно-согнутые, в верхней части сильноразветвленные; влагалища чешуевидных листьев почти кожистые, почти треугольные, желтоватые, до 21 см дл. и 20 см шир., сверху голые, снизу коротковолосистые, с легкообламывающимися по краю щетинистыми ушками; язычок короткий, по краю щетинистый; влагалища нормально развитых листьев с хорошо развитыми, по краю щетинистыми ушками; язычок почти кожистый, около 1 мм дл., коротковолосистый; пластинки ланцетные, обычно 5.5—14 см дл. и 1—1.5 см шир., сверху голые, снизу часто коротковолосистые, с 4—6 главными жилками, между собой не анастомозирующими; черешки около 1.5 мм дл. Колоски 3—7 см дл., сидячие, желтовато-зеленые, с развитыми цветками в числе 2—5, расположенные по 4—7 (10) в узлах довольно длинных (50—100 см дл.) ветвей; ось колоска голая и гладкая, с сочленением близ основания развитых цветков; колосковые чешуи в числе 2—3, 6—9 мм дл., широколанцетные, острые, с 11—13 жилками; нижние цветковые чешуи развитых цветков 11—12 мм дл., широколанцетные, острые, с 17—19 жилками, голые; каллус голый; верхние цветковые чешуи с 12 жилками, двукилевые, по килям коротковолосистые; лодикул 3, немного неравных; рылец 2.

---

[1] Гербарий Института планирования лесного хозяйства (г. Ханой).

Тип: Вьетнам, провинции Винь фу, Чу чхо, Кау кай, горный лес, 24 VII 1972, Нгуен бай Квин (HNF).

Родство. От наиболее близкородственных видов *B. multiplex* (Lour.) Raeusch. и *B. glaucescens* (Willd.) Siebold ex Munro отличается коротковолосистой по килям верхней цветковой чешуей и наличием двух рылец.

Bambusa latiflora (Balansa) Nguyen, comb. nov. — *B. vulgaris* Schrad. var. *latiflora* Balansa, 1890, Journ. Bot. (Paris) 4 : 30; E. G. Camus, 1913, Monogr. Bamb.: 123, tab. 76, fig. B; E. G. Camus et A. Camus, 1923, in Lecomte, Fl. Gen. Indo-Chine, 7, 5 : 601.

Gigantochloa vietnamica Nguyen, sp. nov. — Culmi ad 20 m alt. et ad 12 cm in diam., vulgo approximati, in parte inferiore simplices; foliorum squamiformium vaginae subcoriaceae, ad 37 cm lg. et 34 cm lt., glabrae, dilute brunneae, sine auriculis; ligulae 1—2 mm lg.; foliorum normaliter evolutorum vaginae auriculis obsoletis; ligulae subcoriaceae, ca. 1 mm lg., setas sat longas gerentes; laminae lineari-lanceolatae, vulgo 17—35 cm lg. et 2.5—4.5 cm lt., supra subglabrae, nervis 19—27, inter se non anastomosantibus; petioli ca. 3—4 mm lg. Spiculae perfecte evolutae, lanceolatae, 1.5—3 cm lg., sessiles, floribus evolutis in numero 2—3 (4), in nodis ramorum floriferorum sat longorum (20—70 cm lg.) 2—5 positae; rachilla glabra; glumae subcoriaceae, in numero 2—3, 5—7 mm lg., late lanceolatae, acutae, glabrae, nervis multis obsoletis; lemmata subcoriacea, 8—9 mm lg., late lanceolata, glabra, acuta, nervis 15—17; paleae lemmatis subaequales, membranaceae, bicarinatae, secus carinas breviter pilosae; lodiculae in numero 3, pilosae; stamina 6; stigma 1.

Typus: Vietnam, prov. Ha Tyuen, sylva montana, 13 IV 1967, Czinj Mak (HNF).

Affinitas. A speciebus proximis *G. heterostachya* Munro et *G. kurzii* Gamble glumis glabris et lemmatis acutis differt.

Стебли до 20 м выс. и до 12 см в диам., обычно сближенные, в нижней части неразветвленные; влагалища чешуевидных листьев почти кожистые, до 37 см дл. и 34 см шир., голые, светло-коричневые, без ушков; язычки 1—2 мм дл.; влагалища нормально развитых листьев с почти незаметными ушками; язычки почти кожистые, около 1 мм дл., несущие довольно длинные щетинки; пластинки листьев линейно-ланцетные, обычно 17—35 см дл. и 2.5—4.5 см шир., сверху почти голые, с 19—27 между собой не анастомозирующими жилками; черешки около 3—4 мм дл. Вполне развитые колоски ланцетные, 1.5—3 см дл., сидячие, с 2—3 (4) развитыми цветками, расположенные по 2—5 в узлах довольно длинных (20—70 см дл.) цветущих ветвей; ось колоска голая; колосковые чешуи почти кожистые, в числе 2—3, 5—7 мм дл., широколанцетные, острые, голые, с малозаметными многочисленными жилками; нижние цветковые чешуи почти кожистые, 8—9 мм дл., широколанцетные, голые, острые, с 15—17 жилками; верхние цветковые чешуи почти одинаковой длины с нижними цветковыми, перепончатые, с 2 килями, по килям коротковолосистые; лодикулы в числе 3, волосистые; тычинок 6; рыльце 1.

Тип: Вьетнам, пров. Ха-Туен, горный лес, 13 IV 1967, Чинь Мак (HNF).

Родство. От близкородственных видов *G. heterostachya* Munro и *G. kurzii* Gamble отличается голыми колосковыми чешуями и острыми нижними цветковыми чешуями.

Gigantochloa vinhphuica Nguyen, sp. nov. — Culmi ad 25 m alt. et ad 13 cm in diam., vulgo approximati, in parte inferiore simplices; vaginae foliorum squamiformium subcoriaceae, subtriangulatae, flavescentes, ad 15 cm lg. et 35 cm lt., auriculis evolutis margine longe setosis; vaginae foliorum normaliter evolutorum auriculis evolutis sine setis; ligulae subcoriacea, ca. 1 mm lg.; laminae lineari-lanceolatae, vulgo 15—23 cm lg. et 1.5—2.7 cm lt., supra glabrae, subtus saepe breviter pilosae, nervis primariis 7—9, inter se non anastomosantibus; petioli ca. 1 mm lg. Spiculae bene evolutae subcylindricae, 7—20 mm lg., sessiles, dilute brunneo-virides, floribus evolutis in numero 2—3, in nodis ramorum floriferorum longorum (100—150 cm lg.) 7—10 (15) positae; rachilla glabra; glumae subcoriaceae, in numero 2—3, 4—8 mm lg., late lanceolatae, acutae, marginibus et in parte superiore pilosae, nervis obsoletis; lemmata subcoriacea, 9—12 mm lg., late lanceolata, acuta, marginibus et dorso pilosa, nervis in numero 19—31 parum evolutis; paleae 9—12 mm lg., membranaceae, bicarinatae, inter carinas nervis 6—8, secus carinas breviter pilosae; lodiculae desunt; stamina 6; germen pilosum; stigma 1.

Typus: Vietnam, prov. Vinh-Phu, Phu-tho, Cau hai, silva montana, 31 VII 1972, Nguyen boi Quynh (HNF).

Affinitas. A speciebus proximis *G. wrayi* Gamble et *G. macrostachya* Kurz glumis prope apicem pilis decoloratis tectis et lemmatis apice acuminatis differt.

Стебли до 25 м выс. и до 13 см в диам., обычно сближенные, в нижней части неразветвленные; влагалища чешуевидных листьев почти кожистые, почти треугольные, желтоватые, до 15 см дл. и 35 см шир., с развитыми, по краю длиннощетинистыми ушками; влагалища нормально развитых листьев с развитыми ушками без щетинок; язычки почти кожистые, около 1 мм дл.; пластинки линейно-ланцетные, обычно 15—23 см дл. и 1.5—2.7 см шир., сверху голые, снизу часто коротковолосистые, с первичными жилками в числе 7—9, между собой не анастомозирующими; черешки около 1 мм дл. Хорошо развитые колоски почти цилиндрические, 7—20 мм дл., сидячие, светло-коричневато-зеленые, с развитыми цветками в числе 2—3, расположенными в узлах длинных (100—150 см дл.) цветущих ветвей по 7—10 (15); ось колоска голая; колосковые чешуи почти кожистые, в числе 2—3, 4—8 мм дл., широколанцетные, острые, по краям и в верхней части волосистые, с неясными жилками; нижние цветковые чешуи почти кожистые, 9—12 мм дл., широколанцетные, острые, по краям и на спинке волосистые, с 19—31 слабыми жилками; верхние цветковые чешуи 9—12 мм дл., перепончатые, двукилевые, между килями с 6—8 жилками, по килям коротковолосистые; лодикулы отсутствуют; тычинок 6; завязь волосистая; рыльце 1.

Тип: Вьетнам, провинции Винь-фу, Фу-тхо, Кау Хай, горный лес, 31 VII 1972, Нгуен бой Квин (HNF).

Родство. От близкородственных видов *G. wrayi* Gamble и *G. macrostachya* Kurz отличается колосковыми чешуями на верхушке с бесцветными волосками и заостренными на верхушке нижними цветковыми чешуями.

Выражаю сердечную благодарность Н. Н. Цвелеву за постоянную помощь в работе.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 I 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 633.16 (571.15)

М. Л. Цветков

HORDEUM JUBATUM (*POACEAE*) В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

M. L. TSVETKOV. *HORDEUM JUBATUM* (*POACEAE*) IN THE ALTAI REGION

Показаны местонахождения, биология и экология нового для Алтайского края вида — ячменя гривастого *Hordeum jubatum*.

Для западной Сибири *Hordeum jubatum* L. впервые упоминается во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1928), он был найден в окр. Тобольска. Как исключительно редкое заносное растение данный вид отмечается для названного региона (Новоженин, 1971; Никитин, 1983), при этом сведений о его местонахождениях на территории Алтайского края не приводится.

В 1983 г. мы провели обследование засоренности сельскохозяйственных угодий колхоза «Путь к коммунизму» Рубцовского р-на. Было отмечено засорение *H. jubatum* естественных и сеяных сенокосов и пастбищ, пустырей, обочин (откосов) дорог. По свидетельству специалистов хозяйства, появление его замечено в 1970 г. и связано с занесением семян поливной водой из канала первой очереди Алейской оросительной системы (АОС), идущей с верховий р. Алей.

В 1984—1985 гг., кроме упомянутого района, мы при маршрутных обследованиях обнаружили в значительном количестве данный вид в Топчихинском и Ключевском районах, на обочинах шоссейной дороги с. Ребриха—с. Мамонтово.

Единичные экземпляры *H. jubatum* отмечены в г. Барнауле на территории Научного городка. Все эти местообитания находятся на левобережье р. Оби, на правобережье данный вид пока не обнаружен. Таким образом, процесс натурализации вида в условиях Алтайского края только начался.

Морфология ячменя гривастого в разных почвенно-климатических зонах описана в ряде работ (Крылов, 1928; Нечаев, 1974, и др.). Отмечены его низкорослость, высокая семенная продуктивность, многолетний тип развития. Данный вид, как правило, заселяет свежие выбросы земли, поэтому он был пионерным растением на откосах строящегося канала второй очереди АОС и недавно построенного участка ж. д. Малиновое Озеро—Локоть. В первую очередь он заселяет наиболее влажные места.

По нашим наблюдениям, ячмень гривастый в Алтайском крае легко выдерживает конкуренцию с представителями местной флоры. С повышением влажности местообитания конкурентоспособность вида увеличивается как на естественном лугу внутри аборигенной флоры, так и на участках сеяных многолетних трав.

Семена ячменя гривастого в большом количестве переносятся порывами ветра, поливной водой, и молодые растения легко приживаются на выпадах, огрехах и солонцовых пятнах на участках многолетних трав. Вначале из одиночных растений образуются небольшие куртины, которые затем превращаются в сплошные массивы.

Мы также заметили, что ячмень гривастый хорошо переносит как кратковременное, так и длительное затопления. На орошаемых землях микрорельеф не играет роли, однако на богаре этот вид лучше развивается в микропонижениях. Вместе с тем его рост и развитие вполне нормально проходят и на очень сухих откосах каналов, дорог, железнодорожных насыпей, на солонцовых пятнах. Эти факты свидетельствуют об очень высокой пластичности данного вида в условиях Алтайского края.

Обладая хорошо развитой мочковатой корневой системой и многолетним типом развития, ячмень гривастый предохраняет поверхность почвы от эрозии и дефляции. Вместе с тем наличие его в луговых фитоценозах ведет к снижению хозяйственной ценности этих угодий, что отражается на продуктивности животных, и это ставит данный вид, вопреки мнению А. П. Нечаева (1974), в ряд злостных луговых сорняков в условиях Рубцовско-Алейской степи Алтайского края.

Мы считаем, что дальнейшее распространение ячменя гривастого в Рубцовско-Алейской степи неразрывно связано со строительством и эксплуатацией канала второй очереди АОС. Возможно такое распространение данного вида в пределах Алтайского края по всему левобережью р. Оби. Детальные флористические обследования могут привести к обнаружению новых мест произрастания ячменя гривастого в Алтайском крае, особенно вдоль железнодорожных и шоссейных линий.

ЛИТЕРАТУРА

Дмитриев А. В., *Краснов Н. А.*, *Нерогова Р. Т.*, *Теплова Л. П.* *Hordeum jubatum* (*Poaceae*) в Чувашской, Марийской и Татарской АССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 674—676. — *Крылов П.* Флора Алтая и Томской области. Флора Западной Сибири. Руководство к определению западно-сибирских растений. Вып. 2. 2-е изд. Томск: Изд-во Том. отд. Рус. бот. об-ва, 1928. 365 с. — *Нечаев А. П.* *Hordeum jubatum* L. в пределах Нижнего Приамурья.— Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 542—545. — *Никитин В. В.* Сорные растения флоры СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с.— *Новожении Ю. Х.* *Hordeum jubatum* L. в городе Куйбышеве. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 7, с. 989—990.

Алтайский НИИ земледелия и селекции
сельскохозяйственных культур,
Барнаул.

Получено 20 III 1986.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 581.43 : 581.524.44

К. А. Куркин

МЕТОДИКА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА КОРНЕВОЙ МАССЫ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

K. A. KURKIN. METHODS OF STRUCTURE-FUNCTIONAL ANALYSIS OF ROOT MASS IN MEADOW PHYTOCOENOSES

Для структурно-функционального анализа высушенных образцов корневой массы приемлем лишь анатомический метод, учитывающий детали клеточного строения. Разработан ключ для микроанализа корневой массы луговых фитоценозов, подразделенной на четыре фракции: 1) живые поглощающие корни, 2) живые проводящие, 3) мертвые негумифицированные, 4) гумифицированные остатки. Выделение фракций и определение процентных соотношений между ними проводятся визуально в полях зрения микроскопа проективным методом. Перевод проективных процентов в весовые основан на том, что объемный вес гумифицированных остатков (в насыщенном водой состоянии) более чем в 2 раза превышает объемный вес остальных, негумифицированных фракций (в среднем 0.376 и 0.146 соответственно). На основе данной методики показано, что общая корневая масса, отмываемая из почвы естественных лугов, не дает даже ориентировочного представления о массе живых корней.

Разделение надземной массы луговых фитоценозов на живую и мертвую фракции не встречает каких-либо методических затруднений. На регулярно косимых лугах надземная масса представлена в основном живой фотосинтезирующей фракцией. В отмываемых из почвы образцах подземной массы преобладают фракции отмерших корней (корневые остатки), тогда как фракции живых корней составляют, по литературным данным, 20—40 % (Мирошниченко, 1966; Демин, 1970, 1977), а по нашим — лишь 4—11 % от веса (см. табл. 2).

Из-за методических трудностей разделения отмытой корневой массы на функциональные фракции большинство исследователей ограничивается определением веса общей массы. Это создает явную диспропорцию между точностью и достоверностью изучения продуктивности надземных и подземных частей луговых фитоценозов: в отношении надземной массы выявляются объективные закономерности, а в отношении подземной — чисто условные. В связи с этим явно недостоверными оказываются результаты исследований сезонной динамики корневой продуктивности, влияния на корневую продуктивность внесения удобрений и орошения, свойств почвы и т. д. При валовом учете корневой массы, включая отмершие фракции, невозможно правильно решить и такие важные для почвоведения и мелиорации вопросы, как определение скорости отмирания и гумификации корней, глубины расчетного слоя почвы при орошении, глубины (нормы) осушения и др.

Утверждение, будто между общей корневой массой и массой живых корней имеется универсальная зависимость, близкая к изометрической, которая могла бы позволить по валовому содержанию корневой массы судить о массе живых корней (Саввинов, Панкова, 1942; Зайдельман, 1958), как показали наши исследования (Куркин и др., 1976), явно не соответствует действительности. Лишь достоверный структурно-функциональный анализ корневой массы открывает реальный путь решения всех вышеперечисленных вопросов. Поэтому еще четверть века назад М. С. Шалыт поставил в качестве внеочередных проблем, во-первых, разработку «надежных и достаточно быстрых способов разделения в выделенной путем отмывки массе подземных органов живых корней, отмерших, но вполне сохранившихся корней, полуразложившихся и разложившихся корней» и, во-вторых, выделение среди живых корней «активных (всасывающих или деятельных) и неактивных (проводящих, недеятельных)» (Шалыт, 1960 : 441—442).

Было предложено много методов такого анализа корневой массы. При оценке их следует руководствоваться критериями достоверности данных и трудоемкости их получения (Шалыт, 1960). Все предложенные методы можно разделить на 4 категории: физические, морфологические, физиологические и биохимические, анатомические.

Физические и морфологические методы ставят своей целью фактически разделить отмытые образцы корневой массы на функциональные фракции. Между тем это практически невозможно, поскольку у крупных корней нередко живые ткани и ответвления сочетаются с неживыми, а огромное число мелких корней и обрывков просто нереально рассортировать по функциональным фракциям.

Из физических критериев наиболее часто используются различия удельного веса корневых фракций (Саввинов, Панкова, 1942; Алиев, 1966; Снытко, 1970; Демин, 1970, 1977). Для этого массу отмытых корней помещают в сосуд с холодной водой. Из-за различий в удельном весе корневая масса разделяется на 3 фракции: полуразложившиеся корневые остатки черного цвета в основном оседают на дно, живые корни оказываются во взвешенном состоянии, а отмершие, но не разложившиеся всплывают на поверхность. Однако этим методом не удается полностью отделить живые корни от мертвых неразложившихся, поскольку: 1) отмершие корни в начальных стадиях гумификации по удельному весу не отличаются от живых (Роскошанский, 1976); 2) живые корни видов, обладающих аэренхимой, легче отмерших корней без аэренхимы; 3) живые проводящие корни с отмершей и частично гумифицированной корой могут опускаться на дно. Видимо, с учетом этого А. П. Демин (1977) фракции всплывающих и взвешенных в воде корней дополнительно анализировал на содержание живых и мертвых корней под бинокулярной лупой. К сожалению, критерии, на которых основывался этот анализ, автор не указывает.

Крупные корни разделяют на живые и мертвые обычно по степени эластичности, ломкости, прочности на разрыв (Чепикова, 1942; Саввинов, Панкова, 1942; Демин, 1970, 1977; Щипанова, 1971; Вагина, Шатохина, 1971; Грищенко, 1972; Хоанг Тьюнг, 1974). Однако у некоторых видов даже молодые живые корни крайне ломки, а корни других видов из-за лигнификации и опробковения после отмирания сохраняют эластичность и прочность на разрыв.

Из морфологических критериев чаще всего используют цвет корней: «живые» [1] корни отличают от мертвых по светлой окраске (Саввинов, Панкова, 1942; Шалыт, 1950, 1960; Титлянова, 1977; Абражко, 1985). Однако очевидны условность и недостаточность этого критерия, поскольку: 1) у некоторых видов трав даже живые деятельные корни окрашены (Dittmer, 1949; Хоанг Тьюнг, 1974); [2] 2) в анаэробных условиях отмершие корни долго сохраняют светлую окраску или даже вообще не подвергаются гумификации; 3) ризодерма и наружная кора живых толстых корней могут подвергаться гумификации, придавая им вид мертвых еще тогда, когда их центральный цилиндр жив и эти корни функционируют как проводящие (Красильников, 1944; Тюрин, 1946; Матвеев, Шуман, 1974).

В качестве дополнительного морфологического критерия жизнеспособности корней используют наличие или отсутствие на корнях боковых ответвлений (Демин, 1970, 1977). Однако необходимо учитывать, живые эти ответвления (т. е. корешки высших порядков) или мертвые. Судят об этом опять-таки по окраске ответвлений (Шалыт, 1960). Если ответвления живые, то, естественно, жив и породивший их корень. В случае, когда ответвления мертвые, сам корень может сохранять жизнеспособность, выполняя проводящую функцию. Именно в связи с этим Н. И. Саввинов и Н. А. Панкова (1942) пытались отличать живые корни от неживых по тому, какой у них центральный цилиндр: «живой» (светлый) или «гнилой» (темный). Однако по окраске, даже под бинокулярной лупой, это определить можно далеко не всегда. Как было показано рядом авторов (Рудакова-Ногтева, 1955; Михайловская, 1965; Добрынин, 1969; Матвеев, Шуман, 1974, и др.), необходимо ориентироваться не столько на цвет центрального цилиндра, сколько на детали его клеточного строения, которые можно рассмотреть только под микроскопом.

---

[1] Разумеется, в высушенных образцах все корни мертвые, но речь идет о том, какими они были во время взятия проб.

[2] У корней изученных нами видов трав прижизненная окраска (желтая, оранжевая, бурая) имелась у *Carex praecox* Schreb., *C. diluta* M. B. (и других видов рода *Carex*), *Festuca rubra* L., *Galatella biflora* (L.) Nees., *Inula salicina* L. (и других представителей сем. *Asteraceae).*

Особое место занимают физиологические и микрохимические методы. Из первых следует отметить метод И. И. Колосова (1939а, б, 1947), метод плазмолиза (Evans, 1938; Малышева, 1970, и др.) и радиоизотопный (Татаринова, 1961; Ueno, 1967; Singh, Coleman, 1973).

Метод Колосова позволяет определять общую и рабочую поверхности корневых систем. Он был разработан И. И. Колосовым совместно с Д. А. Сабининым и заключается в учете количества метиленовой сини, поглощаемой при погружении в ее раствор живых корневых систем. Количество, поглощенное при первых двух погружениях, характеризует общую поверхность, а при третьем — рабочую (активную). Расчеты основаны на предположении, что адсорбция сини происходит мономолекулярным слоем, и исходя из того, что 1 мг красителя в виде мономолекулярной пленки имеет площадь, равную 1.05 м². Метод Колосова подвергался критике. В частности, было показано, что в зоне деятельных корневых окончаний имеет место ферментативное восстановление сини, при котором она обесцвечивается независимо от ее поглощения корнями (Станков и др., 1963).

Общую корневую поверхность по методу Колосова, вероятно, можно определить и у высушенных корневых образцов (после их намачивания), но ее можно вычислить исходя из объема корневой массы и среднего диаметра составляющих ее корней. Что же касается «рабочей» (активной) корневой поверхности, которая представляет особый интерес, то она по методу Колосова может быть определена только прижизненно. Это и обусловливает практическую неприемлемость данной методики для анализа тем или иным способом законсервированных корней. Этим же определяется неприемлемость для анализа данных образцов методом плазмолиза, радиоизотопного и вообще всех физиологических методов, поскольку они основаны на проявлениях жизнедеятельности корней.

Биохимические методы разнообразны (Цивинский, 1933; Саляев, 1967; Малышева, 1970, и др.). Однако все они также основаны на реакциях, индицирующих проявления жизнедеятельности тканей, и потому, как и физиологические, непригодны для функционального анализа умерщвленных (законсервированных) корневых образцов. Вместе с тем микрохимические методы могут быть полезны для выявления анатомических признаков, позволяющих отличать живые клетки от мертвых (Цивинский, 1933; Саляев, 1967).

Итак, для функционального анализа высушенных образцов корневой массы приемлем лишь анатомический метод, учитывающий детали клеточного строения, которые можно рассмотреть только под микроскопом. Удачные попытки применения этого метода уже имеются. Так, например, Д. Арес и Д. С. Сайн (1974) под микроскопом классифицировали корни трав на молодые неопробковевшие и опробковевшие. Заслуживает внимания и методика А. Я. Орлова (1955а, б), который под бинокулярной лупой при 10- и 40-кратном увеличении разделял тонкие корни древесных пород на сосущие (с живой первичной корой) и проводящие (с отмершей корой, но живой эндодермой и тканями центрального цилиндра). Наш опыт показывает, однако, что 40-кратное увеличение для такого анализа корней луговых трав является слишком малым, требуется как минимум 80-кратное.[3] При этом необходимо иметь четкие анатомические критерии для выделения функционально различных фракций корней.

Функционально различные категории корней и корневых остатков целесообразно рассматривать как фазы (стадии) роста и развития живых корней, их последующего отмирания и разложения. При этом, как показали фундаментальные исследования М. Ф. Даниловой (1974), для корней характерна асинхронность (последовательность) развития и отмирания различных тканей, которая при ближайшем рассмотрении оказывается необходимой для их функционирования как органов поглощения и транспорта воды и элементов питания. Эта неодновременность «созревания» и отмирания тканей корня выражается уже в том, что вблизи корневых окончаний первыми начинают функционировать элементы флоэмы (Данилова, 1974; Михайловская, 1981), которые обеспечивают зону растяжения клеток коры и ризодермы необходимым пластическим материалом.

---

[3] По сути дела то же самое по отношению к корням древесных признает и Орлов (1955б), отмечая, что в сомнительных случаях делали поперечные срезы корней, которые анализировали под микроскопом.

В зоне развития корневых волосков происходит переход корня в фазу активной поглотительной деятельности. В эндодерме развиваются пояски Каспари, а в центральном цилиндре — элементы ксилемы (Данилова, 1974; Матвеев, Шуман, 1974; Данилова, Стамболцян, 1975). Эту стадию именуют поглощающей или всасывающей, ибо перенос ионов из ризодермы через кору и выделение их в ксилему возможны только в зоне корневых волосков (Данилова, Дертева, 1964; Данилова, 1974).

Число корневых волосков в зависимости от экологических условий может сильно варьировать (Snow, 1905; Данилова, 1974). В частности, отмечается редукция корневых волосков в водных культурах (Данилова, 1974). По нашим данным, при орошении пастбищ также имеет место частичная редукция корневых волосков на ответвлениях высших порядков. В отличие от этого корни первого порядка «опушены» корневыми волосками независимо от увлажнения. Это связано, видимо, с тем, что, помимо всасывающей, они несут также «якорную» функцию — закрепление корня, обеспечение процесса его углубления в почву.

Г. М. Добрынин (1969) отмечает необходимость различать пояс корня с корневыми волосками, а в его пределах — зону активно всасывающих корневых волосков. Исследования показывают, что деятельные, живые («поглощающие») корневые волоски можно отличить от еще сохранившихся, но уже отмерших. По В. И. Цивинскому (1933), живые корневые волоски — белопрозрачного цвета с тонкой темноватой оболочкой, а мертвые — темные, коричневатого цвета или бурые, большей частью сдавленные либо скрученные, потерявшие тургор. По нашим наблюдениям, в засушливые годы (на неорошаемых участках) активные живые корневые волоски легко отличить от мертвых благодаря как бы приклеенным к ним минеральным микрочастицам почвы.

Период поглотительной деятельности ризодермы и корневых волосков принято считать весьма кратким. Однако у такого олиготрофного злака, как *Nardus stricta* L., по данным И. С. Михайловской (1965), на корнях первого порядка корневые волоски будто бы сохраняют жизнеспособность в течение 3—4 лет. Аналогичные данные имеются в более ранних работах. Однако в них отмечаются утолщение стенок корневых волосков и приобретение ими коричневатой окраски (Evans, 1938). Это заставляет предполагать, что подобные корневые волоски мертвы и поглотительную функцию уже утратили.

Срок жизни коры в целом совпадает с таковым ризодермы. Однако у ряда влаголюбивых трав в порядке адаптации к слабой аэрации почвы уже в молодой коре происходит частичное отмирание клеток с образованием «воздухоносных полостей», в совокупности именуемых аэренхимой и отделяющих наружные слои коры от внутренних. При этом обычно сохраняются связующие цепи клеток, которые обеспечивают ток воды и минеральных веществ от ризодермы в центральный цилиндр (Evans, 1938) и, вероятно, встречный ток пластических веществ. Однако у белоуса и щучки *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. воздухоносные полости разделены лишь радиальными «перегородками», представляющими собой остатки радиальных стенок клеток, погибших при формировании полостей. Предполагается, что «просачивание воды из клеток внешней коры во внутреннюю, возможно, происходит через радиальные боковые части оболочек, сохранившиеся от полуразрушившихся клеток воздухоносных полостей» (Михайловская, 1965 : 84).

Эндодерма формируется одновременно с началом поглотительной деятельности корня. Благодаря утолщениям тангентальных стенок в форме поясков Каспари она оказывается эффективным барьером, прерывающим диффузию внешнего раствора по «свободному пространству» из коры корня в центральный цилиндр, обеспечивает симпластический контроль (Данилова, Дертева, 1964; Данилова, 1974). Одновременно она служит преградой на пути проникновения в центральный цилиндр патогенных почвенных микроорганизмов (Моссе, 1979).

Центральный цилиндр в зоне развитых корневых волосков содержит элементы ксилемы в различных стадиях дифференциации и созревания. При этом характерна своеобразная эстафета: первыми заканчивают процесс созревания элементы протоксилемы, последними — наиболее крупные метаксилемные элементы, находящиеся в центре корня (Данилова, Стамболцян, 1975). Поглощение веществ ксилемными элементами имеет место только на стадии дифференциации. Процесс же их «созревания» сводится фактически к их гибели как живых клеток: к лизису всех мембранных компонентов цитоплазмы, заполнению полости вакуолярным соком, разбавляемым в последующем за счет воды, продолжающей поступать в ксилему осмотическим путем (Данилова, 1974).

Проводящая фаза (зона) свойственна лишь корням первого порядка. Она характеризуется отмиранием как ризодермы, так и коры. Но первой обычно отмирает не ризодерма, а средняя часть коровой паренхимы. Естественно, что отделенная таким образом от центрального цилиндра наружная часть коры вместе с ризодермой также отмирает, образуя вокруг центрального цилиндра своего рода чехол, или футляр (Рудакова-Ногтева, 1955; Михайловская, 1965; Матвеев, Шуман, 1974). Образование такого защитного чехла особенно характерно для корней ксерофильных злаков в условиях дефицита почвенной влаги (Николаевская, Николаевский, 1968). Оно в какой-то мере аналогично листопаду у древесных. У последних в основаниях черешков листьев образуется отделительный слой клеток. В корнях такую функцию выполняют эндодерма и прилегающие к ней слои клеток внутренней коры: их стенки испытывают опробковение и лигнификацию, надежно защищая центральный цилиндр и вместе с тем прекращая снабжение пластическими веществами коры, что и обусловливает ее быстрое отмирание (Рудакова-Ногтева, 1955; Михайловская, 1965; Данилова, 1974; Матвеев, Шуман, 1974).

Отмершая кора еще при жизни корня (точнее — его центрального цилиндра) может подвергаться гумификации. При морфологических и физических методах корневого анализа такие корни могут относиться к мертвым разложившимся, тогда как в действительности они живые, проводящие.

Отмирание коры и связанная с этим смена функции поглощения функцией проведения активизируют корнеродную функцию перицикла (Рудакова-Ногтева, 1955; Михайловская, 1981). Образующиеся молодые корни высших порядков являются отличными индикаторами жизнеспособности породивших их корней. Следует подчеркнуть, что эти корни высших порядков «проводящей стадии» в своем развитии не имеют: они функционируют только как поглощающие и отмирают целиком в связи с разрушением (закупоркой) питающей их флоэмы материнского корня.

Наиболее трудным для диагностики является разграничение проводящей стадии корней (1-го порядка) от стадии их полного отмирания. Отмирание ответвлений еще не говорит о смерти самих проводящих корней. Решающим критерием является состояние центрального цилиндра — сосудов ксилемы и ситовидных трубок флоэмы. При полном отмирании корня наблюдаются побурение клеток флоэмы, разрушение их стенок, заполнение (закупорка) полостей сосудов ксилемы бурым содержимым (Михайловская, 1965; Матвеев, Шуман, 1974). При изучении корней под микроскопом в продольном положении (при малом увеличении) живые, проводящие, корни отличаются от мертвых прежде всего четкими очертаниями стенок сосудов ксилемы и их прозрачным содержимым.

В случае корней, одетых чехлом отмершей коры, уже частично подвергшейся гумификации, для анализа их жизнеспособности необходимо сильное боковое освещение (боковой пучок света). При этом у живых (проводящих) корней центральный цилиндр становится светлым, прозрачным, с четкими очертаниями крупных сосудов ксилемы, а у мертвых — остается темным с размытыми очертаниями сосудов. При сильном боковом освещении под микроскопом не вызывает также затруднения и определение в массе мертвых тканей и корней соотношения между гумифицированной (почти черной) и негумифицированной (светлой) фракциями.

Изложенного, на наш взгляд, достаточно, чтобы теоретически обосновать ключ для микроскопического анализа отмытой корневой массы на функциональные фракции. Он разработан автором с учетом как вышеизложенных литературных данных, так и собственного многолетнего опыта микроскопического анализа образцов отмытой корневой массы с лугов Барабинской лесостепи и Окской поймы (1951—1973 гг.).

КЛЮЧ ДЛЯ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОГО МИКРОАНАЛИЗА КОРНЕВОЙ МАССЫ ЛУГОВЫХ ТРАВ (ФИТОЦЕНОЗОВ)

1. Корни и корневые остатки с сохранившимся клеточным строением . . . 2.

— Корни, корневые остатки или их обрывки черные или темнобурые, бесструктурные (клеточное строение утрачено) . . . . фракция мертвых гумифицированных остатков.

2. Корни с ненарушенным строением клеток ризодермы, несущие тургесцентные корневые волоски с тонкими четко очерченными клеточными стенками . . фракция живых поглощающих корней.

— Корни с нарушенным строением клеток ризодермы. Корневые волоски, если и сохранились, то в той или иной степени деформированы, с темными стенками . . . . 3.

3. Корни с сильно нарушенной или полностью отсутствующей первичной корой представлены в той или иной степени обнажения центральными цилиндрами . . . . 4.

— Корни с сохранившейся корой . . . . 5.

4. Центральный цилиндр с ненарушенным клеточным строением . . . . фракция живых проводящих корней.

— Центральный цилиндр с нарушенным клеточным строением (отмерший). Боковые корни (если они имеются) также мертвые . . . . фракция мертвых негумифицированных корней.

5. При сильном боковом освещении центральный цилиндр корня прозрачный, светлый, с четкими очертаниями сосудов ксилемы. Нередко обрамлен деятельными живыми корнями высшего порядка . . . . фракция живых проводящих корней.

— В пучке бокового света центральный цилиндр непрозрачный. Сосуды ксилемы заполнены бурым содержимым, а их очертания размыты. Отходящие от центрального цилиндра корни высшего порядка мертвые . . . . фракция мертвых негумифицированных корней.

Особенность предлагаемой методики микроскопического анализа состоит в том, что фракции корней выделяются лишь визуально, ибо, как выше было показано, фактическое их разделение практически невозможно. Прототипом методики микроанализа явилась популярная в свое время методика микроскопического определения степени разложения торфа (Минкина и Варлыгин, 1939). Первый вариант предлагаемой методики был разработан автором еще в 1952 г. и апробирован при изучении разногодичной динамики корневого профиля лугов Барабинской лесостепи (Куркин, 1952). Однако тогда из-за неясности критериев мы не отличали живые проводящие корни (с отмершей корой) от мертвых, но не затронутых процессом гумификации: обе фракции были объединены в одну группу «недеятельных негумифицированных корней». В предлагаемом виде (с разделением живых, проводящих, корней и мертвых негумифицированных) методика была доработана при изучении корневого профиля Окских лугов в 1970—1977 гг.

Отмывку образцов проводили на ситах, последнее из которых во всех случаях имело диаметр отверстий 0.25 мм, что вполне достаточно для практически полного улавливания всех (даже самых мелких) корней (Шалыт, 1950, 1960; Ильин, 1961). Отмытые образцы сохраняли в воздушно-сухом состоянии. Специальная проверка показала, что в таком состоянии они могут храниться ряд лет, причем после намачивания поглощающие корни и их корневые волоски под микроскопом анатомически ничем не отличались от свежеизвлеченных из почвы.

Перед анализом воздушно-сухую массу каждого образца взвешивали и затем замачивали в кристаллизаторе. После полного насыщения водой образец извлекали из кристаллизатора, слегка обсушивали фильтровальной бумагой и помещали в мерный цилиндр для определения объема. В случае малых образцов их объем определяли несколько иначе. Через воронку в мерную пробирку высыпали образец сухих корней. Затем стеклянной палочкой их уплотняли и насыщали водой до тех пор, пока она не выступала при надавливании палочкой. Через 5—10 мин после этого вновь проверяли насыщенность корней водой и в случае надобности каплями ее добавляли. Затем микропипеткой вливали отмеренную порцию и корни освобождали от пузырьков воздуха. Далее той же микропипеткой мениск воды в пробирке доводили до риски.

Микроскопический анализ проводили вслед за определением объема. Для этого использовали обычный биологический микроскоп. Во избежание хроматической аберрации конденсор при работе заменяли диафрагмой (0.5 см). Количественный анализ проводили при малом увеличении (80). При работе в вечерние часы для имитации дневного света использовали «молочную» электролампу с белым рефлектором. Проводя анализ толстых корней, их просвечивали сильным боковым пучком света.

Для анализа корневую массу равномерно расстилали на широких предметных стеклах (6×9 см), причем корни размещали по возможности плотно (компактно), но однослойно, т. е. так, чтобы в каждом поле зрения их было достаточно для анализа, но они не налегали друг на друга.

Число стекол определяли величиной образца. При микроскопическом анализе на каждом предметном стекле просматривали 10 полей зрения, размещаемых в 2 ряда по 5 полей с равными интервалами между ними.

В каждом поле зрения сначала обращали внимание на наличие (или отсутствие) поглощающих корней с деятельными корневыми волосками, затем — на живые проводящие (с отмершей корой, но живым центральным цилиндром). Далее оценивали «проективное покрытие» каждой из четырех структурно-функциональных фракций корней и корневых остатков (поглощающие, проводящие, неживые негумифицированные и гумифицированные) по принципу проективного учета. Так, для оценки процента поглощающей фракции все окончания и отрезки корней, покрытых живой ризодермой с деятельными корневыми волосками, находящиеся в поле зрения, мысленно «сгоняли» воедино и оценивали процент их по отношению ко всем корням в поле зрения. Таким же образом оценивали процент и всех остальных фракций. Если предполагалось вычислять корневую поверхность, то в каждом поле зрения, кроме того, определяли средний диаметр корней (с помощью окуляра-микрометра).

Проценты фракций по каждому полю зрения записывали в форме 4-этажных дробей. Для удобства вычислений средних каждый десяток таких дробей (соответственно числу полей зрения на одно стекло) располагали в одну строку.

Обработку данных начинали с вычисления средних по образцам процентных соотношений структурно-функциональных фракций корней. Получаемые данные отражают соотношение продольных сечений корней, а с учетом их узкоцилиндрической формы — также и их объемов. Для того чтобы перевести проективные (объемные) проценты в весовые, необходимо знать «объемные веса» [4] различных фракций.

Как показали наши исследования, объемный вес гумифицированной фракции в два с лишним раза превышает объемный вес негумифицированных фракций. Исходя из этого была составлена матрица объемных весов корневых образцов в зависимости от проективного процента содержания в них гумифицированной фракции. На этой основе был получен эмпирический ряд объемного веса корневых образцов в зависимости от процента содержания в них гумифици-

---

[4] Они не являются объемными весами в точном значении этого термина, поскольку представляют собой отношение объема насыщенных водой корней (или корневых остатков) к их весу в воздушно-сухом состоянии.

ТАБЛИЦА 1

Зависимость объемного веса корневых образцов от проективного процента содержания в них гумифицированных остатков

Гумифицированные остатки (x), %	Объемный вес (y)		Гумифицированные остатки (x), %	Объемный вес (y)	
	эмпирический	аналитический ($y = 0.1465 + 0.00229\,x$)		эмпирический	аналитический ($y = 0.1465 + 0.00229\,x$)
0	—	0.146	50	0.247	0.261
5	—	0.158	55		0.272
10	0.160	0.169	60	0.256	0.283
15		0.181	65		0.295
20	0.204	0.192	70	0.283	0.307
25		0.204	75		0.318
30	0.265	0.215	80	0.329	0.330
35		0.227	85		0.341
40	0.235	0.238	90	0.395	0.353
45		0.250	95	—	0.364
			100	—	0.376

рованных остатков. Затем методом регрессионного анализа был рассчитан аналитический ряд (табл. 1).

Для вычисления весовых процентов фракций необходимы только 2 значения (верхнее и нижнее) объемного веса из табл. 1: а) при полном отсутствии гумифицированной фракции (0.146) и б) при 100 %-м ее содержании (0.376). Вычисление сводится к следующему: 1) проективный процент гумифицированных остатков умножается на их объемный вес (0.376), а проективные проценты остальных негумифицированных фракций (поглощающих, проводящих и неживых) — на соответствующий им объемный вес (0.146); 2) сумма полученных произведений приравнивается к 100 % и относительно нее вычисляются весовые проценты каждой из фракций; 3) по процентам находим искомые массы каждой фракции в ц/га (табл. 2).

Как показывают данные по вариантам опыта с орошением и удобрением, между общей корневой массой и массой живых корней нет никакого соответствия. Так, на неорошаемом фоне общая корневая масса в контроле (без удобрений) и в варианте с высокой нормой азота ($N_{405}P_{45}K_{120}$) примерно одинакова, но масса живых корней в последнем варианте почти вдвое больше. Ввиду явного преобладания в корневой массе мертвых остатков (и прежде всего гумифицированных) изменения корневой массы по вариантам опыта определяются изменениями массы этих остатков и не несут никакой информации об изменениях массы живых корней. На неудобренном фоне орошение более чем на треть уменьшает общую корневую массу за счет резкого уменьшения массы гумифицированных остатков, тогда как масса живых корней, напротив, возрастает почти вдвое (за счет фракции проводящих). Далее, на фоне орошения обилие азота увеличивает общую корневую массу, но исключительно за счет гумифицированных остатков, тогда как масса живых корней резко уменьшается.

Таким образом, общая масса корней и корневых остатков, отмываемых из почвы, фактически не дает никакого представления о корневой продуктивности, а применение предлагаемой методики микроскопического анализа позволяет учитывать истинные размеры и закономерности этой продуктивности.

Еще более удобна методика микроанализа для определения деятельной корневой поверхности. При этом исходят из данных по объему. Если их нет, то объем вычисляют следующим образом: 1) по проценту гумифицированных остатков в образце из табл. 1 находим его объемный вес; 2) общий вес (в воздушно-сухом состоянии) делим на объемный вес образца и получаем объем в насыщенном водой состоянии. Общая корневая поверхность определяется по формуле $S=4V/d$, где S — общая поверхность корневой массы, V — ее объем и d — средний диаметр корней. Далее, по проценту в полях зрения деятельных корней определяем деятельную поверхность, но без поверхности корневых волосков. Для учета последней при микроскопическом анализе в полях зрения с помощью окуляра-микрометра необходимо, кроме диаметра корней,

ТАБЛИЦА 2

Послойное содержание структурно-функциональных фракций корневой массы

Глубина, см	Вес (воздушно-сухой) корневой массы, ц/га	Фракции; корни											
		поглощающие	проводящие	мертвые негумифицированные	гумифицированные	поглощающие	проводящие	мертвые негумифицированные	гумифицированные	поглощающие	проводящие	мертвые негумифицированные	гумифицированные
		Проценты поперечного сечения (в полях зрения микроскопа)				Весовые проценты				ц/га			
		Без орошения, без удобрений (контроль)											
0—5	287.0	2.1	2.6	27.5	67.8	1.0	1.3	13.4	84.3	2.8	3.6	38.4	242.0
5—10	48.5	3.5	14.6	34.2	47.7	2.0	8.4	19.6	70.0	1.0	4.0	9.5	33.9
10—20	50.7	0.6	7.6	41.2	50.6	0.3	4.2	23.1	72.4	0.1	2.1	11.7	36.7
20—30	29.3	2.4	8.6	53.0	36.0	1.5	5.5	34.0	58.0	0.4	1.6	10.0	17.3
30—40	13.9	2.9	8.5	49.5	39.1	1.8	5.3	30.8	62.1	0.2	0.7	4.3	8.6
40—50	7.4	1.7	11.3	44.3	42.7	1.0	6.8	26.6	65.6	0.07	0.5	2.0	4.8
50—60	3.7	7.5	22.7	48.6	21.2	5.6	17.0	36.5	40.7	0.2	0.6	1.3	1.5
60—70	2.6	3.0	22.8	59.4	14.8	2.4	18.5	48.3	30.8	0.06	0.5	1.3	0.8
70—80	1.4	0.3	5.2	78.1	16.4	0.2	4.1	62.3	33.4	0.002	0.06	0.9	0.5
80—90	1.0	0.3	29.6	51.5	18.6	0.2	23.0	40.0	36.0	0.002	0.2	0.4	0.4
90—100	1.0	18.1	45.8	29.2	6.9	16.3	41.4	26.4	15.9	0.16	0.4	0.3	0.16
0—100	446.5					1.2	3.2	17.9	77.6	5.1	14.4	80.0	346.7
		Без орошения, $N_{405}P_{45}K_{120}$											
0—5	299.7	3.2	8.1	30.1	58.6	1.1	4.2	15.8	78.3	5.0	12.7	47.2	234.7
5—10	50.6	6.3	9.0	32.4	52.3	3.4	5.0	17.9	73.7	1.7	2.5	9.0	37.3
10—20	44.6	2.4	6.2	43.4	48.0	1.4	3.5	24.9	70.2	0.6	1.6	11.1	31.3
20—30	27.0	3.2	7.0	54.6	35.2	2.1	4.5	35.3	58.1	0.6	1.2	9.5	15.7
30—40	13.0	1.2	10.1	44.2	44.5	0.7	6.0	26.1	67.2	0.08	0.8	3.4	8.7
40—50	7.2	5.8	17.2	50.4	26.6	4.1	12.2	35.7	48.0	0.3	0.9	2.6	3.5
50—60	4.2	6.6	22.1	50.2	21.1	5.0	16.7	37.8	40.5	0.2	0.7	1.6	1.7
60—70	1.9	10.7	28.1	47.4	13.8	8.8	23.1	37.1	29.0	0.2	0.4	0.7	0.6
70—80	1.6	13.8	28.6	46.0	11.6	11.7	24.2	39.0	25.1	0.2	0.4	0.6	0.4
80—90	1.4	16.8	23.5	46.2	13.5	13.9	19.4	38.2	28.5	0.2	0.3	0.5	0.4
90—100	1.3	39.3	27.2	27.5	6.0	36.0	24.9	25.1	14.0	0.5	0.3	0.3	0.2
0—100	452.3					2.1	4.8	19.1	73.9	9.5	21.7	86.6	334.4

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Глубина, см	Вес (воздушно-сухой) корневой массы, ц/га	Фракции; корни											
		поглощающие	проводящие	мертвые негумифицированные	гумифицированные	поглощающие	проводящие	мертвые негумифицированные	гумифицированные	поглощающие	проводящие	мертвые негумифицированные	гумифицированные
		Проценты поперечного сечения (в полях зрения микроскопа)				Весовые проценты				ц/га			
Орошение (при 80—85 % наименьшей влагоемкости), без удобрений													
0—5	188.6	1.5	16.6	44.2	37.7	0.9	10.5	27.9	60.7	1.8	19.7	52.6	114.5
5—10	30.2	3.0	17.2	43.0	36.8	1.9	11.0	27.4	59.8	0.6	3.3	8.3	18.1
10—20	39.7	3.2	7.8	41.2	47.8	1.8	4.5	23.6	70.0	0.7	1.8	9.4	27.8
20—30	18.1	4.3	18.2	37.2	40.3	2.6	11.2	22.9	63.3	0.5	2.0	4.1	11.5
30—40	8.5	2.6	15.0	44.0	38.4	1.6	9.4	27.6	61.4	0.1	0.8	2.3	5.2
40—50	4.2	1.4	9.6	56.3	32.7	0.9	6.4	37.4	55.3	0.04	0.3	1.6	2.3
50—60	1.8	3.3	10.6	51.5	34.6	2.1	6.9	33.5	57.4	0.04	0.1	0.6	1.0
60—70	1.0	4.9	8.7	62.0	24.4	3.5	6.3	45.0	45.2	0.04	0.06	0.5	0.5
70—80	0.6	2.9	20.0	53.8	23.3	2.1	14.7	39.5	43.7	0.01	0.09	0.2	0.2
80—90	0.8	6.0	10.3	64.0	19.7	4.6	7.9	49.0	38.5	0.04	0.06	0.4	0.3
90—100	0.2	7.0	14.0	60.0	19.0	5.4	10.8	46.4	37.4	0.01	0.02	0.09	0.07
0—100	293.7					1.3	9.6	27.3	61.8	3.9	28.3	80.1	181.4
Орошение (при 80—85 % наименьшей влагоемкости), $N_{405}P_{45}K_{120}$													
0—5	248.6	1.4	3.6	35.4	59.6	0.7	1.9	18.4	79.0	1.8	4.7	45.7	196.4
5—10	30.2	3.2	6.4	36.3	34.1	2.4	4.8	27.3	65.5	0.7	1.4	8.3	19.8
10—20	31.0	0.8	9.3	40.2	49.7	0.5	5.3	22.7	71.6	0.1	1.6	7.0	22.2
20—30	15.2	2.6	19.6	34.5	43.3	1.6	11.7	20.6	66.1	0.2	1.8	3.1	10.0
30—40	7.4	4.5	19.0	37.6	38.9	2.8	11.8	23.4	61.9	0.2	0.9	1.7	4.6
40—50	2.4	5.2	24.6	39.4	30.8	3.5	16.7	26.7	53.2	0.08	0.4	0.6	1.3
50—60	2.1	7.9	28.6	41.7	21.8	5.9	21.4	31.2	41.6	0.1	0.4	0.6	0.9
60—70	1.4	5.2	18.4	50.8	25.6	3.7	13.2	36.4	46.8	0.05	0.2	0.5	0.6
70—80	0.8	1.4	17.0	58.5	24.0	1.0	12.4	42.6	43.8	0.008	0.1	0.3	0.4
80—90	0.8	0.6	19.7	59.5	20.2	0.5	15.0	45.3	39.2	0.004	0.1	0.4	0.3
90—100	0.5	4.3	33.2	52.0	10.5	3.7	28.6	44.7	23.0	0.02	0.1	0.2	0.1
0—100	340.4					1.0	3.5	20.1	75.4	3.4	11.8	68.5	256.6

определять число корневых волосков на 1 мм дл. поглощающих корней (по специально разработанной методике),[5] а также средние длину и диаметр самих корневых волосков.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко М. А. О влиянии азотных удобрений на распределение и фракционный состав корней *Picea abies* (*Pinaceae*).— Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 250—254. — *Алиев С. А.* Условия накопления и природа органического вещества почв. Баку: Изд-во АН АзССР, 1966. 280 с. — *Арес Д.*, *Сайн Д. С.* Применение системного анализа к изучению корневой динамики *Bouteloua gracilis*, доминирующей в низкотравных прериях. — XII Междунар. конгр. по луговодству: Докл. на секции «Биологические и физиологические аспекты интенсификации лугопастбищного хозяйства». М., 1974, с. 13—17. — *Вагина Т. А.*, *Шатохина Н. Г.* Особенности накопления фитомассы в разных типах травянистой растительности Барабинской комплексной лесостепи. — В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1971, с. 163—191. — *Грищенко О. М.* Подземная фитомасса пырейных лиманов и ее роль в биологическом круговороте веществ и энергии. — В кн.: Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Вып. 6. Ч. 1. Л.: ГО СССР, 1972, с. 54—68. — *Данилова М. Ф.* Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с. — *Данилова М. Ф.*, *Дертева Е. Ю.* Данные анатомии и физиологии о передвижении воды и растворенных веществ по тканям корня. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 9, с. 1347—1365. — *Данилова М. Ф.*, *Стамболцян Е. Ю.* Ультраструктура дифференцирующихся клеток первичной ксилемы корня в связи с вопросом о поступлении веществ в трахеальные элементы. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 7, с. 913—926. — *Демин А. П.* Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970, т. 75, вып. 6, с. 79—85. — *Демин А. П.* Подземная фитомасса на лугах поймы Оки. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, т. 82, вып. 3, с. 103—113. — *Добрынин Г. М.* Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л.: Колос, 1969. 276 с. — *Зайдельман Ф. Р.* Распространение корневых систем растений в почвах, подстилаемых галечником и некоторые особенности их орошения. — Почвоведение, 1958, № 6, с. 56—63. — *Ильин С. С.* Методика ботанических исследований. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 10, с. 1533—1537. — *Колосов И. И.* Установление поглощающей зоны корней и корневых волосков в поглощении веществ. — Сов. агрономия, 1939а, № 5, с. 39—43. — *Колосов И. И.* Способ определения поглощающей поверхности корней. — Сов. агрономия, 1939б, № 12, с. 46—53. — *Колосов И. И.* Формирование корня как органа поглощения в процессе развития растений. — ДАН СССР. Нов. серия, 1947, т. 58, № 6, с. 1197—1200. — *Красильников П. К.* К вопросу о количественных изменениях в подземных частях растительного покрова, подверженного процессам деградации и восстановления. — Сов. ботаника, 1944, № 1, с. 50—53. — *Куркин К. А.* Луга Барабы и их омоложение: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1952. 14 с. — *Куркин К. А.*, *Медведева А. С.*, *Бобнева А. П.* Рекомендации по режиму орошения, системе удобрений и системе использования культурных пастбищ на землях Окской поймы. М.: ВНИИГиМ, 1976. 21 с. — *Малышева Т. В.* К методике разграничения живых и отмерших частей у мхов при учете их фитомассы. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 5, с. 704—709. — *Матвеев А. Р.*, *Шуман Т. П.* Изменчивость анатомической структуры корней тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) в большом и малом жизненном цикле. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: МГПИ, 1974, с. 132—151. — *Минкина Ц. И.*, *Варлыгин П. Д.* Определение степени разложения торфа. — В кн.: Методы исследования торфяных болот. Ч. 1. Полевое исследование. М.: Наркомзем РСФСР, 1939, с. 115—138. (Тр. ЦТОС, т. 5). — *Мирошниченко Ю. М.* Закономерности распределения надземной и подземной растительной массы в фитоценозах Евразиатской степной области. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 8, с. 1140—1148. — *Михайловская И. С.* Изменения анатомической структуры корней некоторых злаков в связи с их старением. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1965, т. 70, вып. 3, с. 81—86. — *Михайловская И. С.* Корни и корневые системы растений: Научно-методическое пособие. М.: МГПИ, 1981. 136 с. — *Моссе Б.* Аспекты анатомии корня, важные для микробиолога. — В кн.: Почвенная микробиология. М.: Колос, 1979, с. 58—90. — *Николаевская Л. Д.*, *Николаевский В. Г.* Анатомическое строение корней злаков разных экологических групп. — Научн. докл. высш. шк. Биол. науки, 1968, № 5, с. 93—96. — *Орлов А. Я.* О роли сосущих корней древесных растений в обогащении почвы органическим веществом. — Почвоведение, 1955а, № 6, с. 14—20. — *Орлов А. Я.* К методике количественного определения сосущих корней древесных растений в почве. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955б, т. 60, вып. 3, с. 93—102. — *Роскошанский А. Д.* Уточнение метода определения количества корневых остатков в почве с помощью введения контрольных площадок. — Почвоведение, 1976, № 9, с. 51—53. — *Рудакова-Ногтева М. Н.* Возрастное отмирание и слущивание коровой паренхимы на корнях лугового лисохвоста и других многолетних злаков. — Тр. Горьк. с.-х. ин-та, 1955, т. 7, вып. 1, с. 101—107. — *Саввинов Н. И.*, *Панкова Н. А.* Корневая система растительности целинных участков степей Заволжья и новый метод ее изучения. — В кн.: Сб. памяти акад. В. Р. Вильямса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942, с. 177—218. — *Саляев Р. К.* Полевой метод различения живых и мертвых растительных тканей. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 9, с. 1321—1324. — *Снытко В. А.* Геохимия урочища. — В кн.: Топология степных геосистем. Л.: Наука, 1970, с. 127—135. — *Станков Н. З.*, *Ладонина Т. П.*, *Тимофеева А. А.* Определение поглощающей поверхности корневой системы растений. — Вестн. с.-х. науки, 1963, № 8, с. 125—130. —

---

[5] Обоснование и изложение этой методики (с иллюстрацией полученных с ее помощью результатов) будут даны в специальном сообщении.

Татаринова Н. К. О длительности жизни корней луговых злаков. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 7, с. 925—935. — *Титлянова А. А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 221 с. — *Тюрин И. В.* О количественном участии живого вещества в составе органической части почв. Почвоведение, 1946, № 1, с. 11—30. — *Хоанг Тьюнг.* Структура и продуктивность надземной и подземной части луговостепного фитоценоза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1974. 27 с. — *Цивинский В. И.* К изучению морфологии и филиологии корневой системы хлопчатника. Ташкент: Саогиз, 1933. 48 с. — *Чепикова А. Р.* О времени отмирания корневой системы многолетних трав. — Докл. ВАСХНИЛ, 1942, вып. 9—10, с. 18—29. — *Шалыт М. С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М.; Л., 1950, вып. 6, с. 205—442. — *Шалыт М. С.* Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т. 2, с. 369—447. — *Щипанова И. А.* Изменения биомассы безлесных биогеоценозов субтропической зоны Азербайджана. — Изв. АН АзССР. Сер. биол., 1971, № 4, с. 54—59. — *Dittmer H. J.* Root hairs variations in plant species. — Amer. J. Bot., 1949, vol. 36, N 2, p. 152—155. — *Evans H.* Studies on the adsorbing surface of sugarcane root systems. 1. Method of study with some preliminary results. — An. Bot. New. ser., 1938, vol. 11, N 5, p. 159—182. — *Singh J. S.*, *Coleman D. C.* A technique for evaluating functional root biomass in grassland ecosystems.—Canad. J. Bot., 1973, vol. 51, N 10, p. 1867—1870.—*Snow L. M.* The development of root hairs. — Bot. Gaz., 1905, vol. 40, N 1, p. 12—48. — *Ueno M.*, *Voshihara K.*, *Okada J.* Living root system distinguished by the use of carbon-14. — Nature, 1967, vol. 213, N 5075, p. 530—532.

召Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству ВНИИ кормов.

Получено 26 V 1986.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/9 : 582.738 (479)

К. Ф. Ефимов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE* ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

K. F. YEFIMOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *FABACEAE* FAMILY FROM CENTRAL CAUCASUS

Trifolium alpestre L., **2n=16.** Северо-Осетинская АССР (СОАССР), Военно-Грузинская дорога, р. Суаргом, 1700 м над ур. м., Ефимов, 1985 г., LE.[1]

T. medium L., **2n=48.** СОАССР, Военно-Грузинская дорога, р. Суаргом, 1700 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

T. pratense L., **2n=14.** СОАССР, окр. г. Орджоникидзе, р. Черный Архон, 700 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

Vicia alpestris Stev., **2n=42.** СОАССР, Садонское ущ., окр. пос. Верхний Згид, 2000 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. balansae Boiss., **2n=14.** СОАССР, Военно-Грузинская дорога, р. Суаргом, 1700 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.; окр. с. Дунта, 1950 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. cassubica L., **2n=12.** СОАССР, Пригородный р-н, окр. с. Гизель, 750 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. ciliatula Lipsky, **2n=10.** Чечено-Ингушская АССР (ЧИАССР), окр. г. Малгобек, пос. Верхний Малгобек, 500 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. cracca L., **2n=28.** СОАССР, Пригородный р-н, окр. с. Гизель, 750 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.; **2n=28.** Там же, Ефимов, 1985 г.; верховья р. Геналдон, южн. склон, 2300 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.; окр. с. Хидикус, пер. Кора, 1600 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. hirsuta (L.) S. F. Gray, **2n=14.** ЧИАССР, окр. г. Малгобек, пос. Верхний Малгобек, 500 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. sativa l. subsp. *nigra* (L.) Ehrh. var. *nigra*, **2n=12.** ЧИАССР, окр. г. Малгобек, пос. Верхний Малгобек, 500 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.; окр. г. Грозный, 700 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.; СОАССР, Военно-Грузинская дорога, окр. с. Балта, 900 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. sepium L., **2n=14.** СОАССР, окр. г. Орджоникидзе, 700 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

V. sosnowskyi Ekvtim., **2n=10.** СОАССР, окр. с. Хидикус, пер. Кора, 1600 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.; окр. с. Комунта, 1900 м над ур. м., Ефимов, 1985 г.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 VII 1986.

---

[1] Все образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

УДК 582.5 : 576.312.3 (470.13)

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФЛОРЫ УРАЛА (КОМИ АССР)

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE URALS FLORA (THE KOMI AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC)

Alliaceae

Allium schoenoprasum L., **2n=16**. Воркутинский р-н, ст. Полярный Урал, Лавренко, 1984, Al 1;[1] Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984, Al 2.

Asparagaceae

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, **2n=36**. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, As 1.

Asteraceae

Artemisia norvegica Fries, **2n=18**. Троицко-Печорский р-н, 10 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, выс. 850 м над ур. м., Лавренко, 1985, At 1.

Crepis paludosa (L.) Moench, **2n=12**. Сыктывдинский р-н, 5 км к востоку от дер. Коччойяг, Лавренко, 1984, At 3; Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 4.

C. sibirica L., **2n=10**. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 5.

Hieracium lachenallii C. C. Gmel., **2n=36**. Троицко-Печорский р-н, 6 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 6.

H. murorum L., **2n=27**. Троицко-Печорский р-н, 6 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 15.

Ligularia sibirica (L.) Cass., **2n=60**. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 11.

Omalotheca norvegica (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz, **2n=56**. Троицко-Печорский р-н, 6 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 12.

Petasites radiatus (J. F. Gmel.) Toman, **2n=60**. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 7.

Scorzonera ruprechtiana Lipsch. et Krasch. ex Lipsch., **2n=14**. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северу от впадения р. Хозьи в р. Унью, южный макросклон хр. Маньемки, 700 м над ур. м., Лавренко, 1985, At 8.

Senecio integrifolius (L.) Clairv., **2n=72**. Троицко-Печорский р-н, 8 км к востоку-северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, водораздел рек Большой и Малой Хозьи, Лавренко, 1985, At 13.

S. nemorensis L., **2n=40**. Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984, At 14.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip., **2n=54**. Троицко-Печорский р-н, 6 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 9.

Taraxacum officinale Wigg. sensu lat., **2n=24**. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 10 (w 4344, 4345, 4347, 4349), **2n=32**; Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 10 (w 4343), **2n=48**; Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, At 10 (w 4348).

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

Caprifoliaceae

Lonicera pallasii Ledeb., 2n=36. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, Cp 1.

Crassulaceae

Rhodiola rosea L., 2n=22. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, Cr 1.

Fabaceae

Lathyrus vernus (L.) Bernh., 2n=14. Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры (верхнее течение), устье р. Большая Шайтановка, Лавренко, 1984, Fb 1.

Liliaceae

Lloydia serotina (L.) Reichenb., 2n=24. Воркутинский р-н, ст. Полярный Урал, Лавренко, 1984, Ll 1.

Oxalidaceae

Oxalis acetosella L., 2n=22. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, Ox 1.

Trilliaceae

Paris quadrifolia L., 2n=20. Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры, 2 км выше пос. Якша, Лавренко, 1984, Tl 1; Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, Tl 2.

Valerianaceae

Valeriana capitata Pall. ex Link, 2n=56. Троицко-Печорский р-н, 8 км к востоку-северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, водораздел рек Большая и Малая Хозья, Лавренко, 1985, Vr 1.

V. wolgensis Kazak., 2n=28. Троицко-Печорский р-н, 5 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, Лавренко, 1985, Vr 2.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 15 IV 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (575.3)

Природные ресурсы и заповедный фонд Таджикистана. Вып. 1. Душанбе: Дониш, 1984. 224 с. Т. 600 экз. Ц. 2 р.

I. T. VASSILCHENKO. (*A REVIEW*). NATURAL RESOURCES AND RESERVATION FUND OF TADJIKISTAN. VOL. 1. 1984

Отдел охраны и рационального использования природных ресурсов Академии наук Таджикской ССР приступил к выпуску сборников (как серийного издания) под названным выше заглавием. В 1984 г. вышел первый выпуск этого издания, второй — в 1985 г. Остановимся на рассмотрении содержания первого выпуска. Прежде всего отметим, что в Таджикистане исключительно разнообразны природные ландшафты с неповторимыми фрагментами древних фитоценозов, с миром растений с изумительными биологическими приспособлениями к экстремальным жизненным условиям, с флорой, насчитывающей в своем составе более 4000 видов высших растений, с высоким процентом эндемизма и обилием ресурсных видов и форм.

Первая и основная статья в рецензируемом выпуске, названная «О заповедниках и заказниках Таджикской ССР», принадлежит Г. Н. Сапожникову. В ней указывается, что в Таджикистане имеется всего 2 заповедника: «Тигровая балка» (пустынно-тугайный заповедник в низовьях р. Вахш, площадь около 52 тыс. га) и «Ромит» (горный заповедник в бассейне р. Сардаимиона, 16 тыс. га).

«Тигровая балка» является особо важным заповедником, его значение правильно оценено академиком В. Е. Соколовым в статье «Сохранить „Тигровую балку“», опубликованной в газете «Известия» (4 VII 1985, № 185).

«Хотелось бы напомнить о том, — пишет Соколов, — что значит сохранить заповедник „Тигровая балка“. Это — не только единственные в своем роде джунгли субтропического пояса Азии, не только редкие виды животных и растений, а природный комплекс из естественной растительности, имеющий громадное значение для экологического равновесия всего региона южного Таджикистана в целом. Об этом, к сожалению, в настоящее время в республике не думают».

Неужели в самом деле «не думают»? Ответ находим в указанной выше статье Сапожникова. Он пишет о том, что хозяйственная деятельность человека нарушает заповедные устои «Тигровой балки». Прежде всего серьезно ухудшается гидрологический режим заповедника. Оказывается, что в озера заповедника с полей хлопчатника бесконтрольно попадают сбросовые воды с остаточным количеством различных ядохимикатов, в том числе и хлорорганических инсектицидов типа РХЦТ. А эти препараты являются довольно стойкими и к тому же способными накапливаться в организме животных и растений. Ядохимикаты подавляют процесс размножения диких животных, с чем, безусловно, связаны низкая численность большинства видов, а также отрицательные генетические отклонения в популяциях, вплоть до гибели животных. Более того, идет борьба за изъятие части земли заповедника для сельскохозяйственного использования, на территории заповедника пасется скот, проводится сенокошение, интродуцируются новые, чуждые естественной фауне заповедника животные (например, нутрии). Но и это еще не все. Организация ряда электростанций на каскадах Вахша с постройкой мощных плотин серьезно нарушила почвенный режим заповедника — наблюдается возрастание соленакопления в пойме, ранее устранявшегося летними паводковыми разливами

Вахша. Ожидать возобновления этих естественных летних разливов теперь не приходится. А ведь они не только положительно влияли на солевой режим почвы заповедника, но и как бы омолаживали заповедник, пополняли его озерно-проточную сеть, создавали оптимальный микроклимат для обитателей пойменных лесов. Необходимо отметить, что, как пишет В. В. Головин (1982), имеется проект строительства Верхнеамударьинского водохранилища, которое будет расположено ниже слияния Пянджа и Вахша. При строительстве этого водохранилища более 4000 га ныне орошаемых земель будет затоплено. Под водами водохранилища исчезнет уникальный заповедник «Тигровая балка». Словом, проблем в связи с защитой последнего еще немало.

Что касается заповедника «Ромит», то и там положение далеко не благополучное. Неоднократно отмечалось, что для достижения реального статуса заповедника площадь его необходимо увеличить по крайней мере вдвое. Надо решительными мерами бороться с браконьерами (в том числе и из чабанов), уже почти нацело уничтожившими в «Ромите» поголовье козерогов Capra sibirica. Здесь уместно отметить отсутствие заповедников на Памире — стране замечательных предельно высотных экониш многих представителей растительного и животного мира.

Остановимся на заказниках Таджикистана, о которых также пишет Сапожников.

На территории Таджикистана организовано 13 заказников различного назначения. Однако их охрана осуществляется весьма слабо. Так, например, в заказнике «Каратау», расположенном в южном Таджикистане в поясе аридного редколесья, наблюдается резкое сокращение поголовья основного объекта охраны — дикого барана Ovis orientalis. Если еще в 1961 г. там насчитывалось до 1000 баранов, то в настоящее время их имеется в заказнике лишь около 300, а поголовье джейранов Gazella subgutturosa находится на грани полного исчезновения. В Дашти-Джумском «охотничьем» заказнике (в бассейне р. Обиниоу) должен охраняться винторогий козел Capra falconeri. Однако из года в год поголовье этого животного в заказнике резко уменьшалось вследствие губительной деятельности браконьеров. В настоящее время винторогий козел спасается от преследований только в малодоступных скалах вдоль берега р. Пяндж (и то в крайне незначительном числе). А ведь это животное внесено в международную Красную книгу и в Красные книги Узбекской ССР (1983) и Таджикской ССР (1984). Названная выше местность в настоящее время является единственным на территории СССР местообитанием этого замечательного животного. Неудовлетворительно поставлена охрана арчи в Кусавлинском заповеднике, не лучше обстоит дело охраны и во всех (или в подавляющем большинстве) заказниках.

Нельзя сказать, что вопрос этот остается вне поля зрения работников охраны природы Таджикистана. Как сообщает Сапожников (1982), отдел охраны и рационального использования природных ресурсов разработал новый план перспективного развития сети природоохранительных резерватов до 2000 г. При осуществлении этого плана часть заказников будет переведена в ранг заповедников. Значительно усилится система национальных (природных) парков. В целом предусмотрена и реорганизация охраны заповедников, заказников, национальных парков и отдельных памятников природы. Из числа последних необходимо особо остановиться на знаменитом соляном куполе горы Ходжа-Мумин, расположенном на высоте 1334 м над ур. м., площадью около 6 тыс. га (Кулябская обл.). Об этом куполе Сапожников (1982) пишет, что его значение неоценимо не только в качестве туристского объекта, но и как естественной научной лаборатории процессов соляного карста. А. П. Чукавина (1985) подробно охарактеризовала растительный мир Ходжа-Мумина, показала его удивительное богатство (до 600 видов высших растений), своеобразие и значение как уникальной экологической лаборатории. Достаточно указать, что она описала пышные арчевые леса на соляном куполе Ходжа-Мумина, составленные несомненно особой экологической расой арчи зеравшанской.

В рецензируемой книге помещены также статьи, посвященные характеристике почв арчевых лесов Туркестанского хребта — основной территории арчевников в Таджикистане (С. П. Ломов, Ю. Н. Молотковский), пастбищнокормовым ресурсам Памира с рекомендациями по их рациональному использованию (К. В. Станюкович, М. К. Халиков), географии и биологии ряда редких животных и насекомых (Г. Н. Сапожников, Е. П. Яковлев, И. М. Меранов), и другие.

ЛИТЕРАТУРА

Сапожников Г. Н. Типы природоохранительных резерватов и их значение для сохранения генофонда природных комплексов. — В кн.: Таджикистан (природа и природные ресурсы) / Отв. ред. Х. М. Саидмурадов, К. В. Станюкович. Душанбе, 1982, с. 1—602. — *Чукавина А. П.* Особенности флоры и растительности соляной горы Ходжа-Мумин (Южный Таджикистан). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 624—632.

Васильченко И. Т.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 XII 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

Бот. журн., т. 72, № 6

Б. М. Миркин. Теоретические основы современной фитоценологии. — М.: Наука, 1985. 136 с. Т. 1850 экз. Ц. 1 руб. 70 коп.

A. G. VORONOV, E. G. MYALO. *B. M. MIRKIN.*
THEORETICAL PRINCIPLES OF MODERN PHYTOCOENOLOGY

Обсуждение теоретических основ науки и ее методологии — серьезная и ответственная задача. В этом плане представляется актуальным изучение развития фитоценологии — науки, в которой за последние 20 лет наблюдались такие процессы, как внедрение математических методов, широкое применение экспериментальных исследований, перестройка теоретических основ. Выход книги, в которой была бы объективно показана эта перестройка как следствие развития фитоценологии, можно только приветствовать. К сожалению, рецензируемая работа этой объективности лишена полностью.

Известно, что фитоценологические исследования развивались на основе двух концепций — континуальности растительного покрова и дискретности фитоценозов (фитоценологическая, или организменная, концепция). Б. М. Миркин указывает, что будет вести обсуждение теоретических основ фитоценологии с позиций континуализма; это является его неотъемлемым правом, но требует весьма четкого и объективного изложения обеих концепций.

Нельзя признать удачным следование автора концепциям историка науки Т. Куна (1975), у которого заимствован весь комплекс общих идей и терминов: «парадигма», «нормальная и экстраординарная наука» (с. 6, 8), «научная революция» (с. 8). Как указывает В. Л. Гинзбург в статье, посвященной разбору книги Куна, среди фундаментальных недостатков его концепции имеется такой, как «непонимание принципа соответствия и конкретно — соотношения между старыми и новыми теориями принципиального значения», непонимание того, что «наличие границ применимости, т. е. известная приближенность теории, ни в коей мере не идентична ее ошибочности» (Гинзбург, 1976 : 77). Миркин совершает ту же ошибку, говоря об «аномалиях, свидетельствующих о несоответствии представлений организмистов природе растительности» (с. 11). Мы оставляем на совести автора некорректное использование термина «организмизм», который обычно понимается как одна из форм целостного подхода к изучению объектов органической природы (БСЭ, 1974).

На с. 14—15 помещена табл. 1, в которой автор приводит основные принципиальные положения, характеризующие «две парадигмы фитоценологии — старую организмистскую и новую континуальную» (с. 14). На наш взгляд, разбор этой таблицы позволяет оценить степень субъективности Миркина. В ней перечислены позиции, по которым взгляды последователей той или иной концепции существенно различаются. Но ни одного первоисточника в этой таблице не упомянуто, и читатель лишен возможности понять различия, уточнить формулировки и просто узнать, конкретно кому из ученых принадлежат приведенные в таблице положения. Это позволяет автору комбинировать взгляды различных фитоценологов, произвольно исключая или добавляя отдельные положения. Так, определение фитоценоза, принадлежащее сторонникам фитоценологической концепции, в таблице представляет вольную комбинацию высказываний В. В. Алехина, В. Н. Сукачева с добавлениями Б. М. Миркина; он заявляет: «границы фитоценоза, как правило, четкие», хотя ни в одном определении фитоценоза проблема границ никогда не поднималась. Проведение границ в природе — сложная задача, которая не должна смешиваться с выявлением сущности и свойств объекта науки, в данном случае — фитоценоза.

В упомянутой таблице сказано (пункт 10), что, согласно представлениям «организмистов», «связь (фитоценозов со средой. — *Рец.*) жесткая, каждому синтаксону соответствует определенный тип условий местообитания, реализуемый как таксон (или группа таксонов) почвенной классификации. Границы контуров почв и растительности всегда совпадают». Это весьма вольная трактовка. Связь синтаксонов с почвами рассматривается сторонниками фитоценологического направления в первую очередь как связь со свойствами почвы — кислотностью, засоленностью, влажностью и т. д. Выделение единиц почвенных классификаций далеко не всегда основывается на значимых для растений почвенных показателях, чем обусловлено и давно известное несовпадение границ контуров геоботанической и почвенной съемок.

Далее Миркин пишет: «Важным фактором, вызывающим несовпадение границ на картах почв и растительности, являются различия масштабов отражения эдафических факторов *почвоведом и растительностью* (курсив наш. — *Рец.*). Нередко там, где почвовед выделит три градации почв, растительность различает их две или одну и, напротив, на однородном контуре почвенной карты, свидетельствующем о том, что различия внутри него почвовед считает несущественными, возможно выделение нескольких контуров растительности» (с. 95). Оставляя в стороне сравнение возможностей почвоведа и растительности с точки зрения оценки почвенных условий, упомянем, что здесь автор делает весьма неудачную попытку показать несоответствие границ геоботанических и почвенных контуров, основанных на разных принципах.

В табл. 1 указано, что сторонники концепции континуализма понимают эволюцию сообществ как «сеткообразный процесс дифференциации и упаковки экологических ниш в гиперпространстве ресурсов, ценотических отношений и физического пространства» (с. 15). Так как о популяциях растений, занимающих экологические ниши, здесь ничего не сказано, можно полагать, что эволюционируют сами экологические ниши. Последнее весьма резко контрастирует с высказываниями известного исследователя, сторонника концепции континуализма Р. Уиттекера (1980): «Виды эволюционируют в направлении дифференциации ниш, что снижает конкуренцию между ними», и «сообщества как результат этой эволюции являются функциональными системами дифференцированных по нишам видов» (с. 200).

Таким образом, вместо строгого изложения позиций сторонников обеих концепций (с указанием авторства того или иного положения) Миркин счел возможным привести суммарные, в сущности никому не принадлежащие формулировки и определения, что открыло широкие возможности для субъективной трактовки и искажений.

Видное место в книге отведено проблемам сущности фитоценозов, методам их выявления и вопросам классификации. Высказав правильное суждение о различном соотношении дискретности и континуальности в фитоценозах разных типов, Миркин далее утверждает, что тем не менее у фитоценолога при прагматическом понимании фитоценоза «нет иного пути, как условно „нарезать“ эту непрерывность на более или менее дискретные отрезки — фитоценозы» (с. 52) и «масштаб разбиения все равно будет задан субъективно, хотя такой „количественный субъективизм“ и обеспечит совпадение результатов у разных исследователей, работающих по одной методике» (с. 52). Из этих слов с неизбежностью следует представление о фитоценозе, как о чем-то субъективном, произвольно возникающем при разбиении непрерывности.

В главе 8, посвященной классификации растительности и смене парадигм в фитоценологии, автор, справедливо высоко оценивая метод Й. Браун-Бланке, которого он называет представителем флористико-социологического (а не эколого-флористического, по мнению большинства) метода, пишет, что работа сторонников этого направления напоминает «скорее джаз-диксиленд, где указаны только тональность, ритм и проиграна тема, а далее каждый импровизирует, причем, поскольку импровизируют мастера, такой ансамбль звучит всегда слаженно и гармонически убедительно» (с. 116). Произвольно применяя к системе Браун-Бланке приведенные выше принципы импровизации, Миркин затем приписывает эти принципы и самой системе, что неверно. Кроме того, если импровизация возможна только в исполнении мастера, то, следовательно, автор импровизации получает право считать мастерами только тех, кто импровизирует в его духе, а всех остальных исключать из классификационного «джаз-диксиленда». Отсюда и присвоенное Миркиным право относить те или иные классификации к плохим или хорошим (с. 92, 94), т. е. использовать категории оценок, вряд ли применимые ввиду их крайней субъективности.

Характеризуя дискуссию 1934 г. «Что такое фитоценоз?» и основной доклад, сделанный Сукачевым на этой дискуссии, Миркин бездоказательно утверждает, что Сукачев в 30-е годы «увлекся философскими аспектами фитоценологии и в значительной мере был склонен к подмене фактических аргументов философскими» (с. 42). В действительности речь шла не о подмене аргументов, а о необходимости дать оценку существовавших в те годы направлений геоботаники с позиций диалектического материализма. Излагая эту дискуссию по Х. Х. Трассу (1976), Миркин опускает те разделы, где Трасс дает развернутую характеристику философских концепций Сукачева и где, в частности, отмечается, что «проблемы, освещаемые Сукачевым, трактовались им на основе законов диалектического материализма и внесли в этом смысле определенную ясность в философскую направленность советской геоботаники. В то же время нельзя не заметить в этих высказываниях долю догматизма, выражавшуюся в разделении всех без исключения наук и их направлений (исходя из того, где они развиваются) на загнивающие и здоровые и т. д.» (с. 72). Вместо этой довольно объективной оценки выступления Сукачева Миркин пишет о нем: «Вполне очевидно, что с такой „убедительной“ позиции, контрастирующей присущему современной парадигме духу международного сотрудничества, было весьма трудно перейти к обсуждению сути вопроса» (с. 42). Здесь ярко проявилось ошибочное представление автора о том, что можно судить о деятельности ученого вне его времени, с позиций «сегодняшнего дня», что определило субъективную и абсолютно несправедливую оценку доклада выдающегося отечественного ученого В. Н. Сукачева. Утверждение, что какая-либо парадигма фитоценологии (да и любой другой науки) может быть пронизана духом международного сотрудничества, представляется бессмысленным. У молодых исследователей, которые составят представление о взглядах нашего крупнейшего фитоценолога по изложению Миркина, может сложиться совершенно превратное понимание его деятельности. Ведь именно смелость и принципиальность Сукачева в 30-е и последующие годы сыграли огромную роль не только в развитии, но и в самом существовании фитоценологии.

Суров автор и в оценке других ученых предшествующего поколения. Так, он пишет, что А. П. Шенников «был особо повинен в смещении принципов лесной геоботаники на травяные сообщества» (с. 53), что «ни ему (Шенникову. — *Рец.*), ни другим сторонникам различения ярусов в травяном сообществе, видимо, даже просто не приходила в голову идея досконально проанализировать закономерности распределения видов по вертикали» (с. 54). «Теоретические посылки Л. Г. Раменского были безупречны, но методический уровень его разработок был сравнительно невысок» (с. 96). Можно резко увеличить число примеров такого безапелляционного суждения о трудах ученых старшего поколения без оценки их позитивного вклада в науку. Используя термин «флористическая неполночленность фитоценозов», автор ссылается на Т. А. Работнова, хотя из учебной литературы известно, что это понятие введено Л. Г. Раменским. А. Г. Воронов аттестуется Б. М. Миркиным как первый русский исследователь тропических лесов. Однако в тропических лесах разных стран значительно ранее, а также одновременно с Вороновым работали К. В. Арнольди, Л. Е. Родин, Ан. А. Федоров, Н. В. Дылис и др.

Удивляет библиографический список. Из 180 приведенных работ советских ученых Л. Г. Раменскому принадлежат 3, В. Н. Сукачеву — 2, работ А. А. Уранова в списке нет, хотя проблемы изучения популяций обсуждаются в книге широко. Работ Б. М. Миркина и его сотрудников приведено значительное число — 43.

Книга написана тяжелым языком. Простые истины излагаются с применением сложных терминов, нередко представляющих начертанные русскими буквами английские слова: «пробабилизм» вместо «вероятностный подход», «микросайты» (с. 66), «фитоэнвайронментные мозаики» (с. 62). Нередки антропоморфизмы, например, «К-стратеги стремятся к достижению уровня К, добиваясь этого, во-первых, за счет предельной дифференциации ниш популяций. . .» (с. 31). Некоторые фразы недоступны для понимания. На вопрос: «Для чего существуют интраценотические мозаики?» автор отвечает: «Для расширения гиперпространства ниш и достижения максимальной плотности упаковки в этом гиперпространстве гиперобъема ниш популяций» (с. 69). Трудно поверить, что автор серьезно думает, что мозаичность представляет собой нечто заранее заданное для расширения гиперпространства ниш.

Мы не можем здесь рассмотреть всю книгу. Но и сделанного, по-видимому, достаточно для общей ее оценки. Отметим, что достоинством работы Миркина является стремление охватить максимально широкий круг проблем современной фитоценологии. Однако субъективность автора, произвол в оценке роли отдельных ученых и выдвинутых ими концепций в истории науки сводят это достоинство на нет. Несомненно, что ни автор, ни редакторы не провели должной работы над текстом; это привело к тому, что книга насыщена ошибками, неточностями, подбор и использование литературы произвольны.

Резюмируя сказанное, приходится признать, что книга не соответствует своему названию и не может быть использована при изучении теории фитоценологии. Однако, применяя терминологию автора, она несомненно создает определенный информационный шум, и молодые, малоискушенные исследователи могут растеряться от громких фраз, неожиданных сравнений и новой терминологии.

ЛИТЕРАТУРА

Большая советская энциклопедия. 3-е изд. 1974, т. 18, с. 483. — *Гинзбург В. Л.* Как развивается наука: Замечания по поводу книги Т. Куна «Структура научных революций». — Природа, 1976, № 6, с. 73—85. — *Кун Т.* Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. 288 с. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника: История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

А. Г. Воронов, Е. Г. Мяло.

Московский государственный университет.

Получено 26 V 1986.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 581.9 (—925.11/.16)

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПРОГРАММЕ «ФЛОРА СИБИРИ» (1981—1995 гг.)

L. I. MALYSHEV. TAXONOMICAL AND CHOROLOGICAL STUDIES ON THE PROGRAMME «FLORA OF SIBERIA» (1981—1995)

Необходимость углубленного изучения хорологии и систематики растений Сибири усиливается интенсификацией экономического освоения восточных районов СССР. Для таких крупных регионов страны, как европейская часть СССР, Прибалтика, арктическая зона СССР, Кавказ, Средняя Азия и советский Дальний Восток, уже созданы или находятся в процессе публикации написанные под эгидой систематиков крупные сводки по флоре. Исключение представляет Сибирь. Отставание здесь связано с обширностью и в ряде случаев с трудной доступностью территории при малочисленности местных специалистов по систематике растений.

Программа рассчитана на 15 лет. Решение о целесообразности составления сводки «Флора Сибири» принято Советом по проблемам ботаники Сибири на сессии 1980 г. (г. Новосибирск) и одобрено затем выездной сессией Научного координационного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (г. Ереван). Задача отражена в долгосрочной комплексной суперпрограмме «Сибирь», разработанной Сибирским отделением АН СССР. Сводка «Флора Сибири» призвана быть основой для рационального использования растительного мира Сибири и включать также вопросы охраны и интродукции растений.

Программу «Флора Сибири» выполняют Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР (ЦСБС, г. Новосибирск) и Томский государственный университет с привлечением специалистов из некоторых других учреждений (Московский государственный университет, Красноярский и Кызылский педагогические институты, Алтайский государственный заповедник, Институт леса и древесины СО АН СССР (г. Красноярск), Ботанический сад Дальневосточного научного центра АН СССР (г. Владивосток)). В будущем возможно расширение круга исследователей.

Сводка охватит всю Сибирь на площади 9724.2 тыс. км^2, что составляет 43.4 % всей территории СССР. Она целиком включает в административных границах 13 краев, автономных республик и областей — Алтайский и Красноярский края, Бурятскую, Тувинскую и Якутскую АССР, Кемеровскую, Курганскую, Иркутскую, Новисибирскую, Омскую, Томскую, Тюменскую и Читинскую области. Исключены полностью Свердловская и Челябинская области на Урале, Казахстан (в том числе Восточно-Казахстанская обл. с крайним югом Алтая) и советский Дальний Восток (восточнее Якутской АССР и Читинской обл.).

Исследования последних десятилетий создали предпосылки для подготовки обобщающей сводки по флоре Сибири. Общим стимулом для региональных флористических исследований было завершение монументальной 30-томной «Флоры СССР» (1934—1964). Непосредственно по Сибири опубликованы 12-томная сводка П. Н. Крылова «Флора Западной Сибири» (1927—1964), сводка Л. М. Черепнина «Флора южной части Красноярского края» (1957—1967) и коллективная работа «Флора Красноярского края» (1964—1983). Коллективно исследована также флора Тувы и опубликован «Определитель растений Тувинской АССР» (1984). Для южной полосы Восточной Сибири в границах от р. Енисей на западе до р. Олекма на востоке издана М. Г. Поповым двухтомная «Флора Средней Сибири» (1957—1959), а для более узкой территории с охватом Иркутской обл., Бурятской АССР и Читинской обл. — двухтомная сводка коллектива авторов «Флора Центральной Сибири» (1979). Кроме того, приближается к завершению издание серии выпусков «Флора Забайкалья» (1929—1980). Одновременно с этим Л. П. Сергиевская опубликовала часть одноименных выпусков (1966—

1972). Для Северо-Восточной Сибири коллективом авторов опубликован «Определитель высших растений Якутии» (1974), которому предшествовал труд М. Н. Караваева (1958). Исследованы также высокогорные флоры Восточного Саяна (Малышев, 1965), Северного Прибайкалья (Высокогорная флора Станового нагорья, 1972) и Западного Саяна (Красноборов, 1976), степная флора Байкальской Сибири (Пешкова, 1972) и флора плато Путорана (Флора Путорана, 1976). Опубликована включающая Сибирь основная часть выпусков «Арктической флоры СССР» (1960—1984).

В итоге собран громадный фактический материал по флоре, допускающий возможность его ревизии и обобщения с позиций систематики и хорологии растений. К сожалению, все еще недостаточно исследована флора Якутии (3103.2 тыс. км^2), несмотря на значительные достижения по региону в последние десятилетия. С учетом этого ЦСБС уже приступил к последовательному сбору полевого материала по флоре Якутии. Экспедиционный отряд ЦСБС под руководством Н. М. Большакова провел в 1982 г. исследования по автомобильной трассе пос. Нагорный—пос. Малый Нимныр—г. Алдан—пос. Верхняя Амга—с. Качикатцы; в 1983 г. — в среднем и нижнем течении р. Колыма (пос. Зырянка, р. Рассоха на юго-востоке хр. Момского, пос. Лобуя, пос. Черского); в 1984 г. — в Оймяконском, Усть-Майском и Томпонском районах; в 1985 г. — в Верхоянском и Кобяйском районах.

В прошлом уже были предприняты две безуспешные попытки сбора и ревизии материала по систематике и хорологии растений Сибири в целом. Они были вызваны необходимостью сельскохозяйственного освоения территории после постройки Транссибирской железнодорожной магистрали в 1891—1904 гг. В результате в 1908—1914 гг. переселенческое управление департамента сельского хозяйства организовало почвенно-ботанические экспедиции во многие районы Сибири, а также в Казахстан и южную часть русского Дальнего Востока. Работы были прерваны первой мировой войной. Однако собранный экспедициями обширный гербарий позволил Ботаническому саду в Петербурге (Петрограде) приступить к составлению под редакцией Б. А. Федченко сводки «Флора Азиатской России» (1912—1920; 1923—1924). Но дальнейшая работа была прекращена. Более капитальное издание было предпринято Ботаническим музеем Академии наук, который начал публикацию сводки «Флора Сибири и Дальнего Востока» (1913—1931). Работа была остановлена в связи с объединением Ботанического сада АН СССР и Ботанического музея АН СССР в единое учреждение — Ботанический институт АН СССР в Ленинграде. Здесь совместными усилиями систематиков создавалась сводка «Флора СССР» (1934—1964). В итоге, будучи преждевременными, оба издания по флоре северной Азии оказались далеко не завершенными.

Основная задача составителей сводки «Флора Сибири» — ревизия и обобщение данных о видах и подвидах сосудистых растений. Эта работа не столько флористическая, сколько таксономическая и хорологическая, ориентированная (из-за ограниченности ее региональными рамками) на научную обработку данных в основном на уровне альфа-систематики, т. е. в пределах микроэволюции — в диапазоне от рода до вида и подвида. Она предусматривает обязательный учет фондов Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, Гербария им. М. Г. Попова и Общего гербария ЦСБС, Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Гербария им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета. Желателен также учет гербарных коллекций Института биологии Якутского филиала СО АН СССР (г. Якутск). Кроме того, целесообразно продолжение экспедиционных исследований для устранения пробелов в гербарных фондах, особенно из северной и средней полосы Сибири, включая Якутию, а также (что очень важно) — для изучения в природной обстановке отдельных таксономических групп растений, сбора серийного гербарного материала и материала для кариологического, биохимического и микроскопического анализов.

Предполагается, что в Сибири встречаются около 4.2 тыс. видов и подвидов сосудистых растений, включая натурализовавшиеся. Это составляет около пятой части всего богатства флоры СССР.

В сводке «Флора Сибири» материал будет расположен в основном в той же последовательности, что и во «Флоре СССР» (1934—1964). В данном случае принята система Энглера, что преследует чисто практическую задачу и не связано с вопросами преимуществ или недостатков системы в филогенетическом отношении. Новейшие классификационные системы цветковых растений гораздо более совершенные (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981). Предпочтение системе Энглера отдано лишь потому, что из-за привычности она облегчит нахождение материала. К тому же на основе системы Энглера родам растений К. Далла-Торр и Г. Гармс присвоили порядковые номера (Dalla-Torre, Harms, 1900—1907), принятые для расположения материала во многих гербариях.

Следование системе Энглера не исключает в отдельных случаях корректировку ее во «Флоре Сибири». Так, сем. *Polypodiaceae* нуждается в подразделении на несколько самостоятельных семейств. Род *Paeonia* L. должен быть выделен из сем. *Ranunculaceae* в самостоятельное сем. *Paeoniaceae*. Но тогда оба семейства независимо от степени их родства следует располагать рядом, чтобы не ломать в корне систему Энглера. Зато сем. *Liliaceae* принято в прежнем объеме с учетом того, что даже в случае признания его подразделений в качестве самостоятельных семейств, все же несомненно их флорогенетическое родство.

Как будто спорным является вопрос, помещать ли на эволюционной лестнице однодольные растения перед двудольными или же наоборот? Однако он для сводки «Флора Сибири» не имеет большого принципиального значения: оба класса растений (однодольные и двудольные), вероятно, представляют собою параллельные ветви эволюции, связанные единым корнем. Во «Флоре Сибири» однодольные помещены перед двудольными по прагматическим соображениям. Они более нуждаются в первоочередной таксономической ревизии, чем двудольные, так как в этой же последовательности освещены во «Флоре СССР» (однодольные: т. 1—4, 1934—1935; двудольные: т. 5—30, 1936—1964), следовательно, из-за давности публикации материал по ним во «Флоре СССР» в ряде случаев значительнее устарел.

Таксономическая обработка материала во «Флоре Сибири», как уже сказано, проводится главным образом на уровне родов, видов и подвидов. Ревизия на высоких уровнях иерархической схемы затруднена региональными рамками исследования, тогда как разновидности (varietas) и формы (forma) исключены из рассмотрения по двум причинам: 1) они не имеют важного систематического знечения; 2) их изучение предполагает углубленные исследования на уровне популяций, что едва ли осуществимо в настоящее время в объеме всей флоры Сибири.

Составители сводки придерживаются политипической концепции вида. Но при этом подвиды описываются по той же схеме, что и виды, и под самостоятельными порядковыми номерами. Для стабилизации номенклатуры нецелесообразно без особых оснований переводить тот или иной вид в статус подвида, если это не было сделано предыдущими исследователями. Зато вполне оправдано введение в обиход новых подвидов для унификации подхода в рамках конкретного рода или секции, если для них предыдущими исследователями обоснованно уже были установлены встречающиеся в Сибири подвиды.

В настоящее время представляется беспредметным спор о том, какая из концепций вида правильна: политипическая или монотипическая. В природе реально существуют лишь таксоны — конкретные подвиды, виды, роды, секции и т. д. Ранг же таксонов определяется исследователями субъективно в зависимости от того, придерживаются они политипической или монотипической концепции вида, иначе говоря, являются ли исследователи «укрупнителями» или «дробителями» таксонов.

Одно из наиболее лаконичных определений биологического вида принадлежит В. Л. Комарову (1951 : 48) в знаменитом камчатском афоризме: «Вид — это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Руководствуясь им, можно принять две аксиомы: 1) подвиды образуют переходные формы в полосе соприкосновения или частичного налегания ареалов, 2) близкие виды при соприкосновении ареалов образуют помеси вследствие интрогрессивной гибридизации.

Сводка «Флора Сибири» учитывает только представителей природной флоры, включая хорошо натурализовавшиеся одичавшие культурные и заносные растения. Она будет состоять из 14 томов объемом до 23 печатных листов каждый:

1. Плауновые — Водокрасовые.
2. Мятликовые, или Злаки.
3. Сытевые, или Осоковые.
4. Аронниковые — Орхидные.
5. Ивовые — Щирицевые.
6. Портулаковые — Лютиковые.
7. Барбарисовые — Камнеломковые.
8. Розоцветные.
9. Бобовые.
10. Гераниевые — Кизиловые.
11. Грушанковые — Яснотковые, или Губоцветные.
12. Пасленовые — Лобелиевые.
13. Астровые, или Сложноцветные.
14. Ключ для определения семейств и сводные указатели названий растений, а также дополнения и исправления.

В состав редколлегии сводки «Флора Сибири» входят И. М. Красноборов, Л. И. Малышев (руководитель программы), Г. А. Пешкова, А. В. Положий, А. К. Скворцов и Б. А. Юрцев. Порядок выхода в свет отдельных томов может быть произвольным в зависимости от готовности, но недопустимо дробление их на части или пропуск в пределах тома тех или иных семейств или родов. В 1981—1985 гг. в основном выполнена научная обработка данных для томов 1—4 и 8. В 1986—1990 гг. предполагается исследовать таксономические группы для томов 5—7 и 9, а в 1991—1995 гг. — для остальных четырех томов. После чего надлежит подготовить данные для сводного 14-го тома.

Руководящий принцип составителей — информативность материала в сочетании с лаконичностью изложения. С учетом этого из синонимов приводятся только названия растений, принятые в качестве основных в публикациях монографов последних десятилетий или в следующих сводках:

Арктическая флора СССР. Т. 9, вып. 1—8; ч. 1 (1960—1984) и последующие.
Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока (1982).
Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 12, вып. 1—11; ч. 1, 2 (1927—1964).
Растения Центральной Азии. Вып. 1—7 (1963—1977) и последующие.
Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1 (1985) и последующие.
Флора европейской части СССР. Т. 1—5 (1974—1981) и последующие.
Флора Красноярского края. Т. 1, вып. 2—10 (1964—1980, 1983).
Флора СССР. Т. 1—30 (1934—1964).
Флора Центральной Сибири. Т. 1—2 (1979).
Flora Europaea. Vol. 1—5 (1964—1980).
Hultén E. Flora of Alaska and neighbouring territories (1968).

Ареал отмечается перечислением в кодовой форме 28 административных подразделений и рабочих флористических районов, на которые условно разделены более крупные административные выделы, в следующей последовательности:

З. Сиб. — Западная Сибирь
- ТЮ — Тюменская обл.
  - Ям — Ямало-Ненецкий национальный округ
  - Хм — Ханты-Мансийский национальный округ
  - Тб — Тобольский флористический р-н
- КУ — Курганская обл.
- ОМ — Омская обл.
- ТО — Томская обл.
- НО — Новосибирская обл.
- КЕ — Кемеровская обл.
- АЛ — Алтайский край
  - Ба — Барнаульский флористический р-н
  - Го — Горно-Алтайская автономная обл.

С. Сиб. — Средняя Сибирь
- КР — Красноярский край
  - Та — Таймырский флористический р-н
  - Пу — Путоранский флористический р-н
  - Тн — Тунгусский флористический р-н
  - Ха — Хакасская автономная обл.
  - Ве — Верхнеенисейский флористический р-н
- ТУ — Тувинская АССР

В. Сиб. — Восточная Сибирь
- ИР — Иркутская обл.
  - Ан — Ангарско-Саянский флористический р-н
  - Пр — Приленско-Катангский флористический р-н
- БУ — Бурятская АССР
  - Се — Северобайкальский флористический р-н
  - Юж — Южнобайкальский флористический р-н
- ЧИ — Читинская обл.
  - Ка — Каларский флористический р-н
  - Ши — Шилко-Аргуньский флористический р-н (Даурия)
- ЯК — Якутская АССР
  - Ар — Арктический флористический р-н
  - Ол — Оленекско-Нижнеленский флористический р-н

Ви — Вилюйско-Верхнеленский флористический р-н
Ал — Алданский флористический р-н
Ян — Яно-Индигирский флористический р-н
Ко — Колымский флористический р-н

В данном случае флористические районы выделены в рамках административных подразделений, поэтому они не имеют самостоятельного значения в качестве единиц флористического районирования и, следовательно, являются по существу рабочими флористическими районами.

Выполнение программы «Флора Сибири» предполагает рост квалификации исполнителей. Весьма перспективны применение наряду с традиционными сравнительно-морфологическим и эколого-географическим методами, которые являются основными, также данных по кариологии, биохимии и биосистематике, изучение структуры пыльников или эпидермиса с помощью сканирующего микроскопа и т. п. Завершение программы «Флора Сибири» позволит после 1995 г. приступить на новом качественном уровне (в отношении как полноты и детализации фактических данных, так и методического арсенала) к углубленным исследованиям по систематике избранных таксономических групп растений, представляющих выдающийся интерес в хозяйственном, природоохранном или научном отношениях. При этом не всегда будет целесообразно ограничивать исследования только рамками региона Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Вып. 1—9. М.; Л.: Изд-во АН СССР; Наука, 1960—1984. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Высокогорная* флора Станового нагорья. Состав, особенности, генезис. Новосибирск: Наука, 1972. 272 с. — *Караваев М. Н.* Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 190 с. — *Комаров В. Л.* Флора полуострова Камчатки. Ч. 1. Избр. соч. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 506 с. — *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 379 с. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Вып. 1—11. Т. 12. Ч. 1, 2. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1927—1964. 3350 с. — *Малышев Л. И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 543 с. — *Определитель* растений Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1984. 335 с. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. 207 с. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1—2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957—1959. 918 с. — *Растения* Центральной Азии. Вып. 1—7. М.; Л.: Изд-во АН СССР; Наука, 1963—1977. — *Сергиевская Л. П.* Флора Забайкалья. Вып. 1—4. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1966—1972. 445 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. 398 с. — *Тахтаджян А. Л.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Флора* Азиатской России / Под ред. Б. А. Федченко. Вып. 1—15. СПб.; Пг., 1912—1920.— *Флора* Азиатской России, издаваемая Гл. бот. садом / Ред. Б. А. Федченко. Вып. 1—3. Пг.; Л., 1923—1924. — *Флора* европейской части СССР. Т. 1—5. Л.: Наука, 1974—1981. — *Флора* Забайкалья. Вып. 1—8. Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1929—1980. — *Флора* Красноярского края / Под ред. А. В. Положий. Вып. 1—10. Томск; Новосибирск: Изд-во Том. ун-та: Наука, 1964—1983. — *Флора* Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. 243 с. — *Флора* Сибири и Дальнего Востока, издаваемая Ботаническим музеем. Вып. 1—6. СПб.; Пг.; Л.: Изд-во Академии наук, 1913—1931. — *Флора* СССР. Т. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР; Наука, 1934—1964. — *Флора* СССР. Алфавитные указатели к т. 1—30. М.: Наука, 1964. — *Флора* Центральной Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Т. 1—2. Новосибирск: Наука, 1979. 1048 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Вып. 1—6. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1957—1967. — *Cronquist A.* An integrated system of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1981, vol. 28. 1262 p. — *Dalla-Torre C. W.*, *Harms H.* Genera syphonogamarum ad systema Englerianum conscripta. Fasc. 1—11. Wien, 1900—1907. — *Flora* Europaea. Vol. 1—5. U. K.: Cambridge Univ. Press, 1964—1980. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. California: Stanford Univ. Press, 1968. 1008 p. — *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359.

Л. И. Малышев.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 17 IV 1986.

УДК 002.704.31 (063) : 581.526.33 (208) Бот. журн., т. 72, № 6

О РАБОТЕ СЕКЦИИ БОЛОТОВЕДЕНИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА 25 ЛЕТ СО ВРЕМЕНИ ЕЕ ОРГАНИЗАЦИИ

M. S. BOCH, T. K. YURKOVSKAYA. ON THE 25-YEAR WORK OF THE MIRE INVESTIGATION SECTION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

В январе 1986 г. исполнилось 25 лет со времени организации секции болотоведения ВБО. Сначала заседания болотоведов проходили в рамках секции флоры и растительности. Открылись они в 1961 г. докладом А. А. Ниценко «Основные понятия болотоведения». С 1963 г. секция выделилась в самостоятельную. Председателем ее стал Ниценко, а с 1971 г. — М. С. Боч, ученым секретарем была Боч (до 1971 г.), а затем — Т. К. Юрковская.

Целью организации секции было объединение работающих в различных учреждениях специалистов, имеющих отношение к изучению болот: ботаников, географов, почвоведов, геологов, гидрологов. В Ленинграде, где зародилось отечественное болотоведение, таких специалистов немало. Ленинградская школа болотоведов, созданная трудами В. Н. Сукачева, Ю. Д. Цинзерлинга, И. Д. Богдановской-Гиенэф, Е. А. Галкиной, А. А. Ниценко, К. Е. Иванова и других, хорошо известна у нас в стране и за рубежом и пользуется большим авторитетом. Поэтому работа секции вполне могла опираться на коллективы ленинградских болотоведов и вовлекать в свою деятельность и специалистов из других городов — представителей разных научных школ: сибирской, украинской, карельской, московской.

В задачи секции входило прежде всего обсуждение работ по изучению болот. Здесь рассматривались итоговые труды классиков болотоведения и работы молодых специалистов, аспирантов и даже студентов. Другое направление — знакомство с болотами разных регионов путем организации экскурсий. Кроме того, существовали организационные задачи: координация исследований, участие в оформлении памятных дат (юбилейные заседания, адреса, выставки), написание отзывов, рекомендаций и т. п.

Время подтвердило необходимость и жизненность секции: вокруг нее сформировался коллектив болотоведов разных поколений, состоящий примерно из 150 человек, работающих в вузах, НИИ, проектных и производственных организациях многих городов страны. «Портфель» секции никогда не бывает пустым, и в течение многих лет заседания проводятся ежемесячно. За отчетный период было организовано 10 всесоюзных совещаний (из которых 4 — в Ленинграде и Ленинградской обл.), 8 экскурсий, опубликовано 7 сборников по вопросам болотоведения, перечисленных в табл. 1 и 2. Следует особо отметить первое послевоенное совещание по болотам, организованное в 1960 г. Тартуским университетом и посвященное изучению болот Северо-Запада. Оно и послужило основой созыва всех последующих совещаний (табл. 1). Некоторые совещания сопровождались длительными (2—3 дня) экскурсиями по болотам (Дарвинский заповедник, Кириши), а на экскурсиях в Паланге и Кеми было заслушано много докладов, так что грани между совещаниями и экскурсиями временами стирались, и последние стали называться «Полевыми семинарами-экскурсиями». Как видно из табл. 1, труды почти всех совещаний были опубликованы и информация об их работе дана в разных журналах. Болотные экскурсии обычно не имели путеводителей, за исключением предпоследней, но информация о них публиковалась. Последние 3 экскурсии были довольно многочисленными, тогда как более ранние носили чисто полевой характер и могли включать лишь небольшое число ботаников.

Все совещания и экскурсии имели резолюции, опубликованные в соответствующих информациях и разосланные их участникам.

На ближайшие годы запланированы экскурсия на болото (заповедник Нигула, ЭССР) и совещание по классификации болотной растительности (Ленинград).

Совещания способствовали дальнейшему развитию различных аспектов болотоведения, подводили итоги, а также сближали специалистов различных профилей и ведомств, организуя их на комплексные исследования. Экскурсии давали возможность ознакомления с типами болот, обмена мнений по вопросам их классификации, происхождения и развития.

Следует отметить, что во время Международного ботанического конгресса, проходившего в Ленинграде в 1975 г., секцией болотоведения было организовано 2 заседания, посвященные болотам, на которых советскими участниками зачитано 10 докладов.

Другой, не менее важной формой работы секции явились регулярные заседания, в которых принимали участие не только ленинградские болотоведы, но и специалисты из других городов.

ТАБЛИЦА 1

Всесоюзные совещания по болотоведению, проведенные секцией болотоведения совместно с другими организациями

№ п/п	Название	Дата	Место проведения и организаторы (кроме ВБО)	Число участников	Публикации
1	Современные пути и методы изучения болот	XII 64	Ленинград, Ботанический ин-т АН СССР	250	Сб.: Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, 1967. 291 с. (ред. А. А. Ниценко). О совещании: Нейштадт М. И., Хотинский Н. А. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1965, № 3, с. 139—142; Боч М. С., Солоневич Н. Г. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 7, с. 1031—1036
2	Терминология болотоведения	IV 67	То же	30	Ниценко А. А. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 11, с. 1092—1096
3	Понятия низинного, переходного и верхового болота и фитоценоза. . .	VIII 69	Петрозаводск, Карел. фил. АН СССР	60	Сб.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. 119 с. (ред. Н. И. Пьявченко). О совещании: Елина Г. А. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 7, с. 1056—1059
4	Принципы типологии болотных массивов	V 72	Киев, Ин-т ботаники АН УССР	80	Сб.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. 254 с. (ред. Т. Г. Абрамова, М. С. Боч, Е. А. Галкина). О совещании: Сокол А. П. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 5, с. 758—761
5	Охрана болот	V 74	Ленинград, ГО СССР	52	О совещании: Боч М. С. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 2, с. 291—295
6	Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники. . .	IX 74	Дарвинский заповедник (Вологодская обл.)	45	Сб.: Болота и болотные ягодники. Вологда: Сев. Зап. изд-во, 1979. 176 с. (ред. М. С. Боч). О совещании: Нейштадт М. И. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1975, № 3, с. 1058—1060; Белоусова Н. А. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1218—1223
7	Генезис и динамика болот (V)	XII 75	Москва, МГУ	115	Сб.: Генезис и динамика болот. М.: Изд-во МГУ, 1978, вып. 1. 200 с., вып. 2. 137 с. (ред. О. Л. Лисс). О совещании: Боч М. С. — Торф. промышл., 1976, № 8, с. 29; Андриенко Т. Л.— Укр. бот. журн., 1976, т. 33, № 4, с. 440—441
8	Генезис грядово-мочажинного комплекса на болотах	IX 77	Кириши Ленинградской обл., болотная станция «Вильи горы» Госкомгидромета	40	О совещании: Кузнецов О. Л.— Бот. журн., 1978, т. 63, № 7, с. 933—936; Боч М. С., Фриш В. А. — Изв. ВГО, 1978, т. 110, № 2, с. 186—188
9	Антропогенные изменения и охрана растительности болот и прилегающих к ним территорий (VI)	IX 79	БССР, Березинский заповедник, Ин-т эксперим. ботаники АН БССР	115	Сб.: Антропогенные изменения растительности, охрана болот. . . Минск: Наука и техника, 1981. 256 с. (ред. В. И. Парфенов). О совещании: Андриенко Т. Л., Прядко Е. И. — Укр. бот. журн., 1980, т. 37, № 2, с. 98—99; Кузнецов О. Л., Максимов А. И. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 763—770

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Название	Дата	Место проведения и организаторы (кроме ВБО)	Число участников	Публикации
10	Торфа и торфяные залежи (VII)	V 82	Пос. Редкино Калининской обл., Калининский политехнический ин-т, Калинин. фил. ВНИИТП	110	Сб.: Мат. VII Всесоюз. совещ. по болотоведению. Калинин: Изд-во КГУ, 1984. 136 с. (ред. И. Ф. Ларгин). О совещании: Мокроусова И. В., Шадрина Н. И. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 7, с. 984—986

Примечание. Римскими цифрами обозначены номера в названии совещаний, а арабскими — их порядковые номера.

На этих заседаниях было заслушано свыше 150 докладов, охватывающих широкий круг вопросов: региональные исследования, строение торфяной залежи, химия торфов, продуктивность болотных экосистем, структура растительности, функционирование болотных экосистем, экология, биология и физиология сфагновых мхов и сосудистых растений, генезис и динамика болот, формирование и развитие микрорельефа, охрана болотных экосистем, растительности и болот как ландшафтов, исследование микроорганизмов, водорослей и простейших. Проблемы географии, районирования, классификации, картографирования болот, болотных экосистем и растительности часто обсуждаются на заседаниях секции. Затрагивается и широкий круг практических исследований, посвященных вопросам всплывания торфов при сооружении водохранилищ, болот как оснований при дорожном строительстве, прокладке газовых и нефтяных трубопроводов, перспективы использования торфа, роли болот в регулировании водного и воздушного режимов, значения болот в биосфере. Обсуждаются проблемы мелиорации, использования выработанных торфяников, торфяных карьеров и т. п.

ТАБЛИЦА 2

Всесоюзные полевые семинары-экскурсии на болотах СССР

№ п/п	Название	Дата	Место проведения и организаторы (кроме ВБО)	Число участников	Публикации
1	По болотам и лесам Карелии	VI 68	От южной до северной Карелии, Карел. фил. АН СССР	16	Боч М. С. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 4, с. 645—647
2	По Ю. Ямалу и низовьям р. Оби	VIII 70	К северу от пос. Лабытнанги Тюменской обл., Урал. фил. АН СССР	14	Ниценко А. А. — Бот. журн., 1981, т. 56, № 5, с. 747—748
3	По болотам Эстонии	V—VI 79	Зап. Эстония, о. Сааремаа, Таллин. бот. сад АН ЭССР	30	Лоопман А. А. — Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1981, № 30, с. 253—255
4	По болотам Вологодской обл.	V 80	Бабаевский р-н Вологодской обл., Карел. фил. АН СССР	30	
5	Экологические аспекты изучения болотных экосистем (III)	VII 81	Тюменская обл., г. Нефтеюганск, Стационар Большое Каюково, МГУ	40	
6	Методы изучения болот и их охрана (VII)	X 83	Литовская ССР, окр. Паланги и бол. Каманос, Отдел географии, Ин-т ботаники АН ЛитССР	40	Сб.: Методы изучения болот и их охрана. Вильнюс: Изд-во Мокслас, 1986. 102 с.
7	Будущее болот таежной зоны (VIII)	VII 84	Карельская АССР, Кемский и Беломорский районы, Карел. фил. АН СССР	44	Путеводитель VIII семинара-экскурсии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1984. 46 с. (ред. Г. А. Елина)
8	Ресурсы болот СССР и пути их рационального использования (IX)	IX 86	Хабаровский край, ХабКНИИ ДВНЦ АН СССР	40	

Широк географический диапазон, охваченный докладами: Ленинградская обл. и Карелия, Коми АССР и Западная Сибирь, Прибалтика и Сахалин, Курильские острова, Дальний Восток, Украина, Белоруссия, степные и лесостепные районы ЦЧО, Камчатка, Восточная Сибирь, Карпаты. Значительный интерес вызвали доклады о болотах разных стран (Греции, Индии, Канады, Швеции и др.). Помимо ленинградцев, составляющих основной костяк секции, докладчиками являлись ученые разнообразных регионов страны, где работают представители нашей трудной болотной профессии (Тарту, Таллин, Томск, Хабаровск, Новосибирск, Красноярск, Свердловск, Петрозаводск, Вильнюс, Рига, Ульяновск, Воронеж, Киев, Минск, Сыктывкар, Москва, Кострома, Горький, Калинин).

На заседаниях секции выступали крупнейшие болотоведы СССР — И. Д. Богдановская-Гиенэф, Н. Я. Кац, Е. А. Галкина, М. Н. Никонов, Е. М. Брадис, А. А. Ниценко, Н. И. Пьявченко, К. Е. Иванов и другие, а также иностранные ученые — Х. Шёрс (Швеция), А. Палчинский (Польша), М. Янкович (Югославия), К. Дакшини (Индия). Особое внимание уделялось проведению заседаний, посвященных памяти или юбилейным датам крупных болотоведов: И. Д. Богдановской-Гиенэф, М. Н. Никонова, В. Н. Сукачева, А. А. Ниценко, С. Н. Тюремнова, Н. Я. Каца, Н. И. Пьявченко. Секция принимала участие в подготовке к публикации 2-го тома, посвященного вопросам болотоведения и палеогеографии, «Избранных трудов В. Н. Сукачева», которые были изданы Всесоюзным ботаническим обществом.

Заканчивая наш краткий обзор о работе секции, отметим, что ею проделана большая работа, в немалой степени обусловленная активностью болотоведов, в связи с чем считаем нужным упомянуть тех, кто принимал деятельное участие в организации совещаний, выступал с докладами на заседаниях и всячески поддерживал работу секции. Это сотрудники Карельского филиала АН СССР — Н. И. Пьявченко, В. Д. Лопатин, Г. А. Елина, О. Л. Кузнецов; Института ботаники АН УССР — Е. М. Брадис, Т. Л. Андриенко; МГУ — О. Л. Лисс; Калининского политехнического института — И. Ф. Ларгин; Тартуского университета — В. В. Мазинг; Таллинского ботанического сада — А. А. Лоопман; Отдела географии АН ЛитССР — Ю. С. Тамошайтис, М. Р. Григялите. Из ленинградских ученых в работе секции активно участвовали Е. А. Галкина, Т. Г. Абрамова, Е. А. Романова, С. М. Новиков, Л. И. Усова, В. А. Фриш.

23—24 апреля 1986 г. секция провела в Ленинграде юбилейное заседание, в котором приняли участие 50 человек из 18 городов страны. Было заслушано 9 докладов и организована экскурсия на болотную станцию «Ламмин-Суо» Гидрологического института, расположенную на Карельском перешейке. Здесь также были заслушаны доклады о природе верхового болота — заказника «Ламмин-Суо» — и о методах и направлениях изучения гидрологии болот.

М. С. Боч, Т. К. Юрковская.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1986.

CONTENTS

Page

Korovina O. N. N. I. Vavilov on the primary centres of cultivated plant origin 721
Todariya N. P. Respiration of mountain plants 731
Korovin V. V. Morphological and anatomical changes of woody plant stem in case of abnormal growth 739

COMMUNICATIONS 750

Mylnikov A. P. Ultrastructure of the flagellate *Cercomonas longicauda* (*Cercomonadidae*) 750
Oryol L. I., Shmaraev I. G. Utrastructure of the *Triticum aestivum* (*Poaceae*) embryo sac wall after fertilization 753
Kosenko V. N. Pollen morphology in species of the genus *Calochortus* (*Calochortaceae*) . . 758
Myakushko T. Ya., Ilyinskaya A. Ph. Trichomes in species of the genus *Potentilla* (*Rosaceae*) of the Ukrainian flora 764
Golubkova E. I. Carpologo-anatomical features of the tribe *Dryadeae* (*Rosaceae*) members in connection with their systematics 771
Akhunova S. S. On systematic significance of pericarp anatomical characters in some members of the genus *Crataegus* (*Rosaceae*) 778
Golubinsky I. N., Gapon S. V., Sikach N. A. The case of the mass flowering of *Lemna minor* (*Lemnaceae*) in the Poltava region 780
Yurkovskaya T. K. Analysis of some sphagnum communities of aapa mires in Karelia . . 782
Kinzikayeva G. K. Some data on flora and vegetation of Khodzhakazian mountain range (the Southern Tadjikistan) 794
Slobodyan G. M. Structural changes of the Carpathians bilberry stands under the influence of anthropogenic factors 800
Gorban' I. S. The influence of the short-term heat hardening of the *Tradescantia albiflora* (*Commelinaceae*) shoots on their thermostability 803
Zirojan A. N., Kazarjan V. V. On some biological characteristics of alpine plants in the Yerevan botanical garden conditions 807

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 813

Kamelin R. V., Tulyaganova M. A new species of the genus *Leonurus* (*Lamiaceae*) from Uzbekistan 813
Botschantzev V. P. A new species of the genus *Reaumuria* (*Tamaricaceae*) from Middle Asia 814
Friesen N. V. A new species of the genus *Allium* (*Alliaceae*) from the Altai 815
Chaudhary R. P. Taxonomy of *Anemone rupicola* (*Ranunculaceae*) and a new species rom the Himalayas 820
Tulyaganova M. A new species of the genus *Alfredia* (*Asteraceae*) from Middle Asia . . . 827
Nguyen to Quyen. New species of bamboo (*Poaceae*, *Bambusoideae*) from Vietnam . . . 828

FLORISTIC FINDINGS 831

Tsvetkov M. L. *Hordeum jubatum* (*Poaceae*) in the Altai region 831

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH 833

Kurkin K. A. Methods of structure-functional analysis of root mass in meadow phytocoenoses 833

CHROMOSOME NUMBERS 845

Yefimov K. F. Chromosome numbers in some members of the *Fabaceae* family from Central Caucasus 845
Lavrenko A. N., Serditov N. P. Chromosome numbers in some members of the Urals flora (the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic) 846

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 848

Vassilchenko I. T. (*A review*). Natural resources and reservation fund of Tadjikistan. Vol. 1. 1984 848
Voronov A. G., Myalo E. G. *Mirkin B. M.* Theoretical principles of modern phytocoenology 850

CHRONICLE 854

Malyshev L. I. Taxonomical and chorological studies on the programme «Flora of Siberia» (1981—1995) 854
Boch M. S., Yurkovskaya T. K. On the 25-year work of the mire investigation section of the All-Union Botanical Society 859

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Коровина О. Н. Н. И. Вавилов о первичных центрах происхождения культурных растений 721

Тодария Н. П. Дыхание горных растений 731

Коровин В. В. Морфолого-анатомические изменения стебля древесных растений при аномальном росте 739

СООБЩЕНИЯ 750

Мыльников А. П. Ультраструктура жгутиконосца *Cercomonas longicauda* (*Cercomonadidae*) 750

Орел Л. И., Шмараев И. Г. Ультраструктура оболочки зародышевого мешка *Triticum aestivum* (*Poaceae*) после оплодотворения 753

Косенко В. Н. Морфология пыльцы видов рода *Calochortus* (*Calochortaceae*) 758

Мякушко Т. Я., Ильинская А. Ф. Трихомы у видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) флоры Украины 764

Голубкова Е. И. Карполого-анатомические признаки представителей трибы *Dryadeae* (*Rosaceae*) в связи с систематикой 771

Ахунова С. С. О систематическом значении анатомических особенностей перикарпия некоторых представителей рода *Crataegus* (*Rosaceae*) 778

Голубинский И. Н., Гапон С. В., Сикач Н. А. Случай массового цветения *Lemna minor* (*Lemnaceae*) в Полтавской области 780

Юрковская Т. К. Анализ некоторых сфагновых сообществ аапа болот Карелии 782

Кинзикаева Г. К. Материалы к флоре и растительности хребта Ходжаказиан (Южный Таджикистан) 794

Слободян Г. М. Изменение структуры карпатских черничников под влиянием антропогенных факторов 800

Горбань И. С. Влияние краткосрочного теплового закаливания побегов *Tradescantia albiflora* (*Commelinaceae*) на их теплоустойчивость 803

Зироян А. Н., Казарян В. В. О некоторых биологических особенностях альпийских растений в условиях Ереванского ботанического сада 807

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 813

Камелин Р. В., Туляганова М. Новый вид рода *Leonurus* (*Lamiaceae*) из Узбекистана 813

Бочанцев В. П. Новый вид рода *Reaumuria* (*Tamaricaceae*) из Средней Азии 814

Фризен Н. В. Новый вид рода *Allium* (*Alliaceae*) с Алтая 815

Чаудхари Р. П. Таксономия *Anemone rupicola* (*Ranunculaceae*) и новый вид из Гималаев 820

Туляганова М. Новый вид рода *Alfredia* (*Asteraceae*) из Средней Азии 827

Нгуен то Куен. Новые виды бамбуков (*Poaceae*, *Bambusoideae*) из Вьетнама 828

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 831

Цветков М. Л. *Hordeum jubatum* (*Poaceae*) в Алтайском крае 831

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 833

Куркин К. А. Методика структурно-функционального анализа корневой массы луговых фитоценозов 833

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 845

Ефимов К. Ф. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Fabaceae* Центрального Кавказа 845

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П. Числа хромосом некоторых представителей флоры Урала (Коми АССР) 846

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 848

Васильченко И. Т. (*Рецензия*). Природные ресурсы и заповедный фонд Таджикистана. Вып. 1. 1984 848

Воронов А. Г., Мяло Е. Г. *Б. М. Миркин.* Теоретические основы современной фитоценологии. 1985 850

ХРОНИКА 854

Малышев Л. И. Таксономические и хорологические исследования по программе «Флора Сибири» (1981—1995 гг.) 854

Боч М. С., Юрковская Т. К. О работе секции болотоведения Всесоюзного ботанического общества за 25 лет со времени ее организации 859

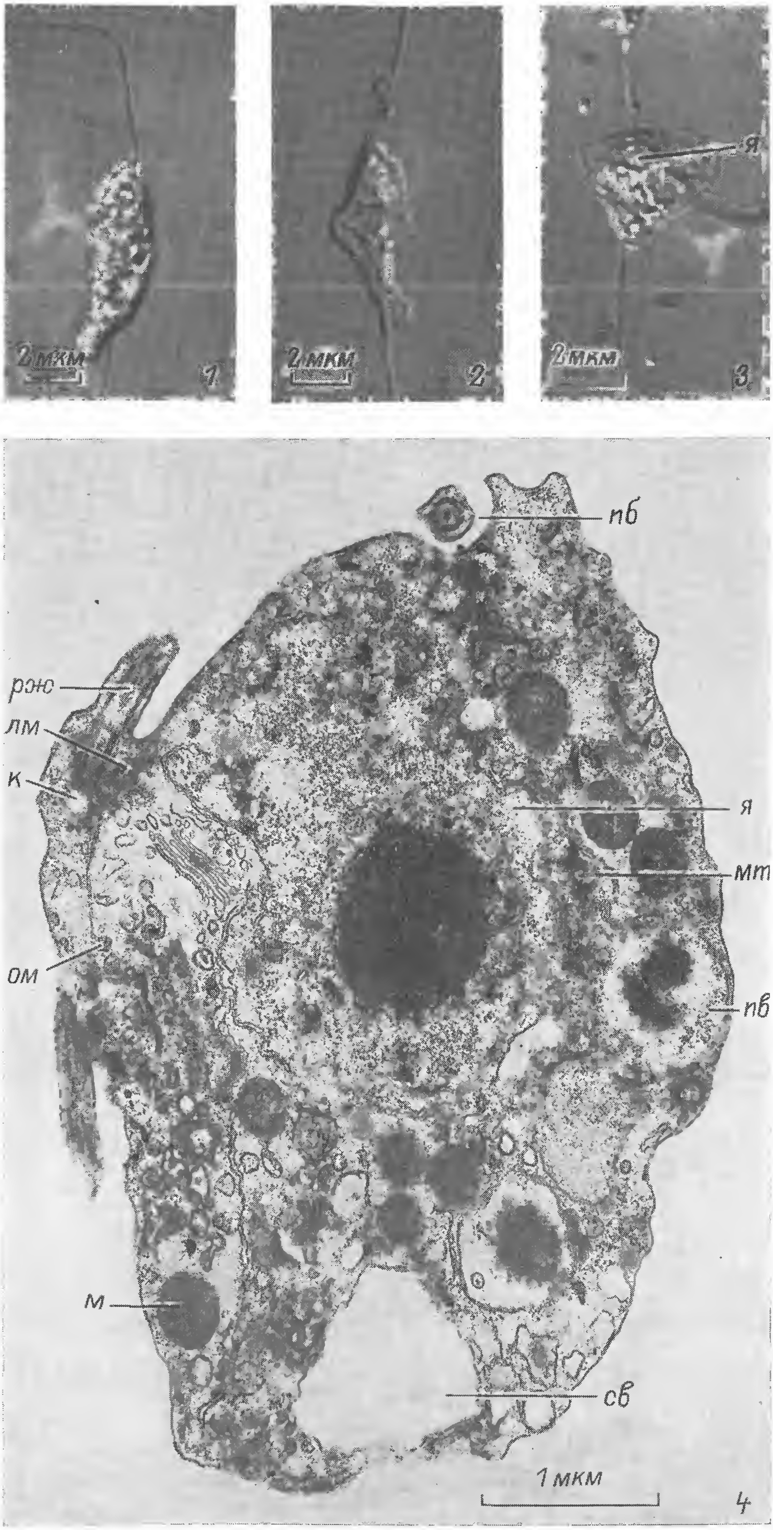


Таблица I

Общий вид (*1—3*) и продольный срез тела *Cercomonas longicauda* (*4*).

1 — быстро передвигающаяся клетка; *2, 3* — амебоидные клетки. *пб* — продольная бороздка; остальные обозначения, как на рисунке.

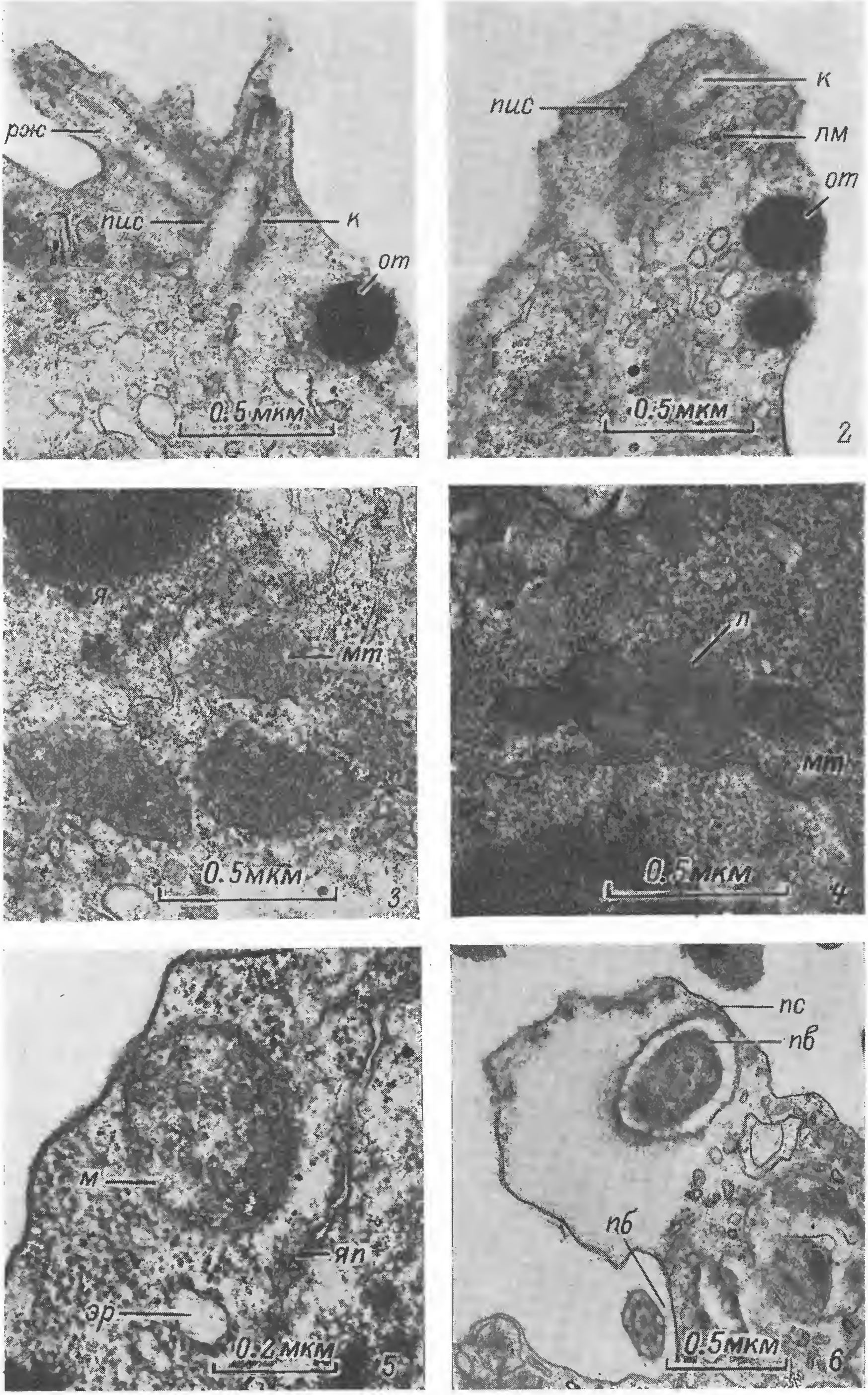
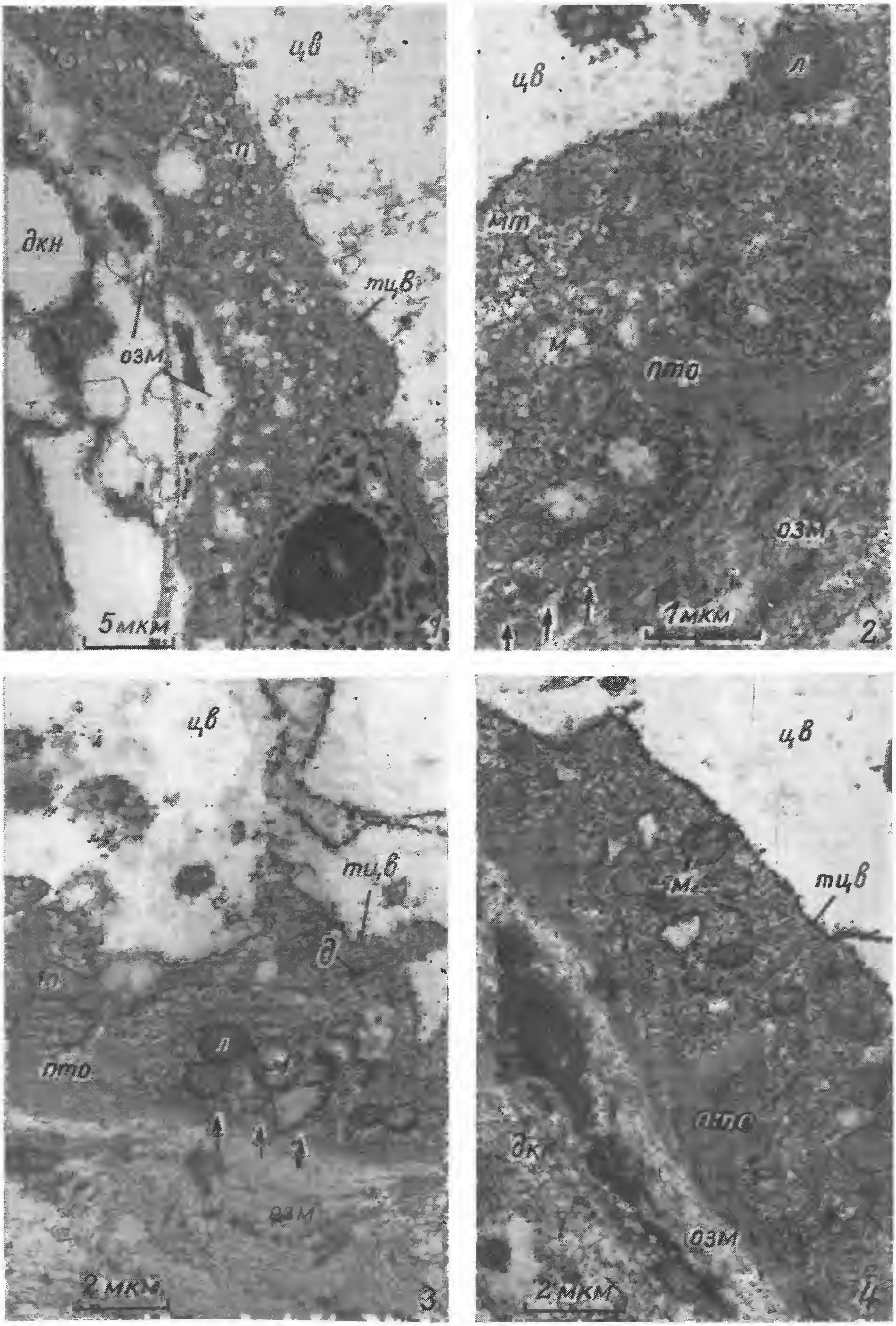


Таблица II

Расположение некоторых органелл *Cercomonas longicauda*.

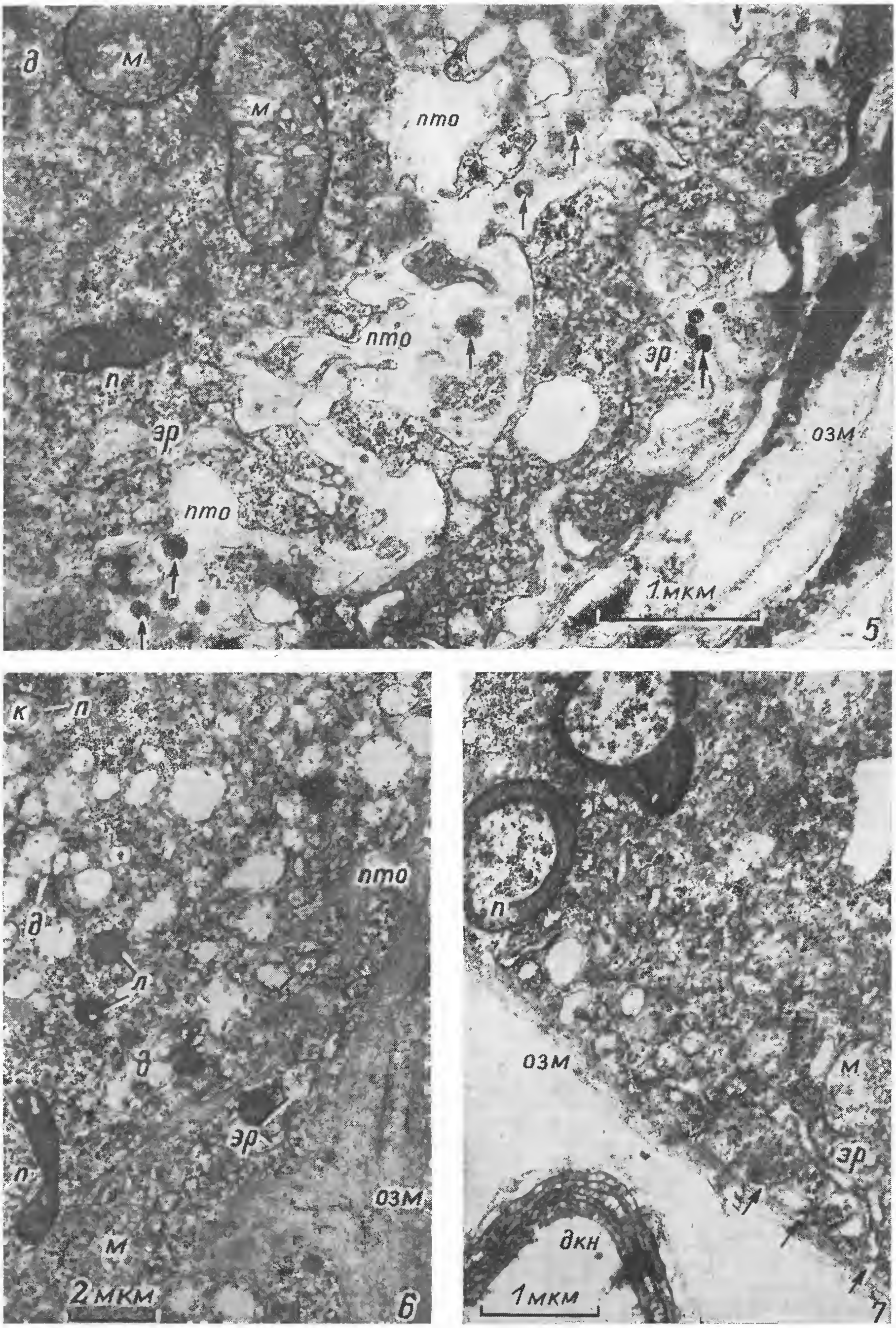
1 — взаимное расположение кинетосом, *2* — передний конец тела, *3* — ядро и микротельце, *4* — липидные капли и микротельца, *5* — митохондрия, *6* — срез псевдоподии; *яп* — ядерная пора, *эр* — эндоплазматический ретикулум; остальные обозначения, как на рисунке и на табл. I.

К ст. Л. И. Орел, Н. Г. Шмараева, с. 754



Таблица

1 — поперечный срез семяпочки *Triticum aestivum* на 2-е сутки после опыления. Представлен латеральный участок оболочки зародышевого мешка (*озм*), к которой с одной стороны примыкает слой деградировавших клеток нуцеллуса (*дкн*), а с другой — цитоплазма эндосперма; *кп* — формирующаяся клеточная пластинка, *тцв* — тонопласт центральной вакуоли, *цв* — центральная вакуоль. *2—4* — поперечные срезы семяпочки на 2-е—3-и сутки после опыления. Представлены участки оболочки зародышевого мешка в его латеральной области. Протуберанцы оболочки (*пто*) достигли своего максимального развития; *д* — диктиосома, *л* — липидная капля, *м* — митохондрия, *п* — пластида, *мт* — микротрубочка. Стрелками отмечены микроинвагинации плазмалеммы.



5 — участок оболочки зародышевого мешка на 2-е—3-и сутки после опыления (халазальная область). Представлены протуберанцы оболочки, формирующие непрерывную сеть; *эр* — эндоплазматический ретикулум. Стрелками отмечены осмиофильные включения, обнаруженные внутри выростов оболочки. *6—7* — поперечные срезы зародышевого мешка (латеральная область) на 2-е—3-и сутки после опыления; *6* — заметно обилие пузырьков в цитоплазме, примыкающей к протуберанцам оболочки зародышевого мешка. Пузырьки отшнуровываются, по-видимому, от активно функционирующих диктиосом. Вблизи выростов часто встречаются короткие цистерны ЭР. *7* — участок цитоплазмы клетки эндосперма, примыкающий к оболочке зародышевого мешка. Короткие цистерны ГЭР в непосредственном контакте с плазмалеммой и ее микроинвагинациями. Стрелками отмечены микроинвагинации плазмалеммы; *к* — крахмальное зерно.

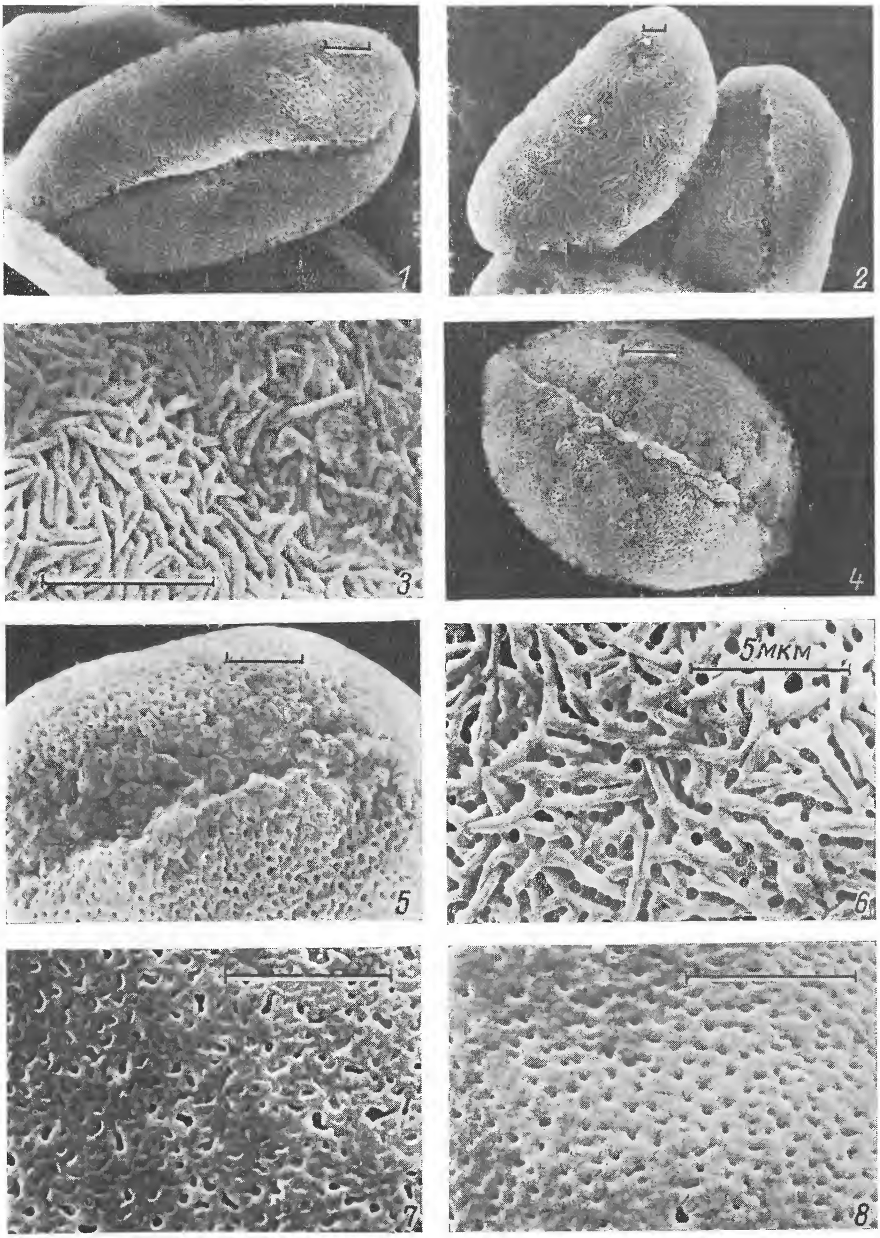


Таблица I

Пыльцевые зерна видов рода *Calochortus.*

1—3 — *C. albus*: *1*, *2* — общий вид пыльцевых зерен; *3* — струйчатая экзина; *4* — *C. luteus*, дистальная поверхность пыльцевого зерна; *5* — *C. monophyllus*, участок поверхности пыльцевого зерна в районе апертуры; *6* — *C. tolmiei*, струйчатая экзина; *7* — *C. leichtlinii*, ямчатая экзина; *8* — *C. nudas*, ямчатая экзина.

К с. 758

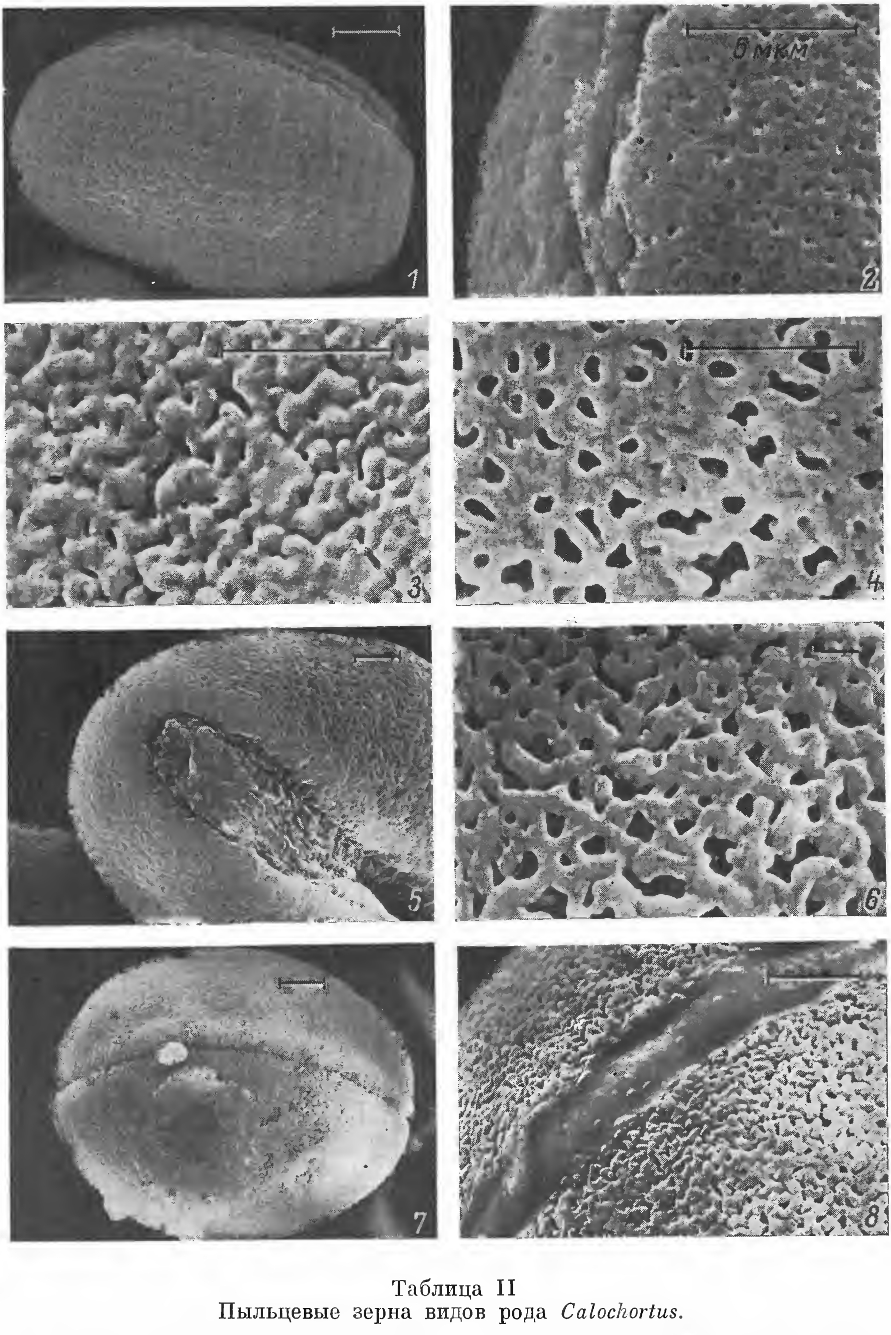


Таблица II
Пыльцевые зерна видов рода *Calochortus*.

1, *2* — *C. nudas*: *1* — общий вид пыльцевого зерна; *2* — участок поверхности пыльцевого зерна в районе апертуры; *3* — *C. dunnii*, ямчато-бугорчатая экзина; *4*, *5* — *C. pringlei*: *4* — сетчатая экзина; *5* — участок поверхности пыльцевого зерна с бороздой в центре; *6*—*8* — *C. concolor*: *6* — сетчатая экзина; *7* — общий вид пыльцевого зерна с дистальной стороны; *8* — участок поверхности пыльцевого зерна, в центре борозда с почти гладкой мембраной.

К с. 758

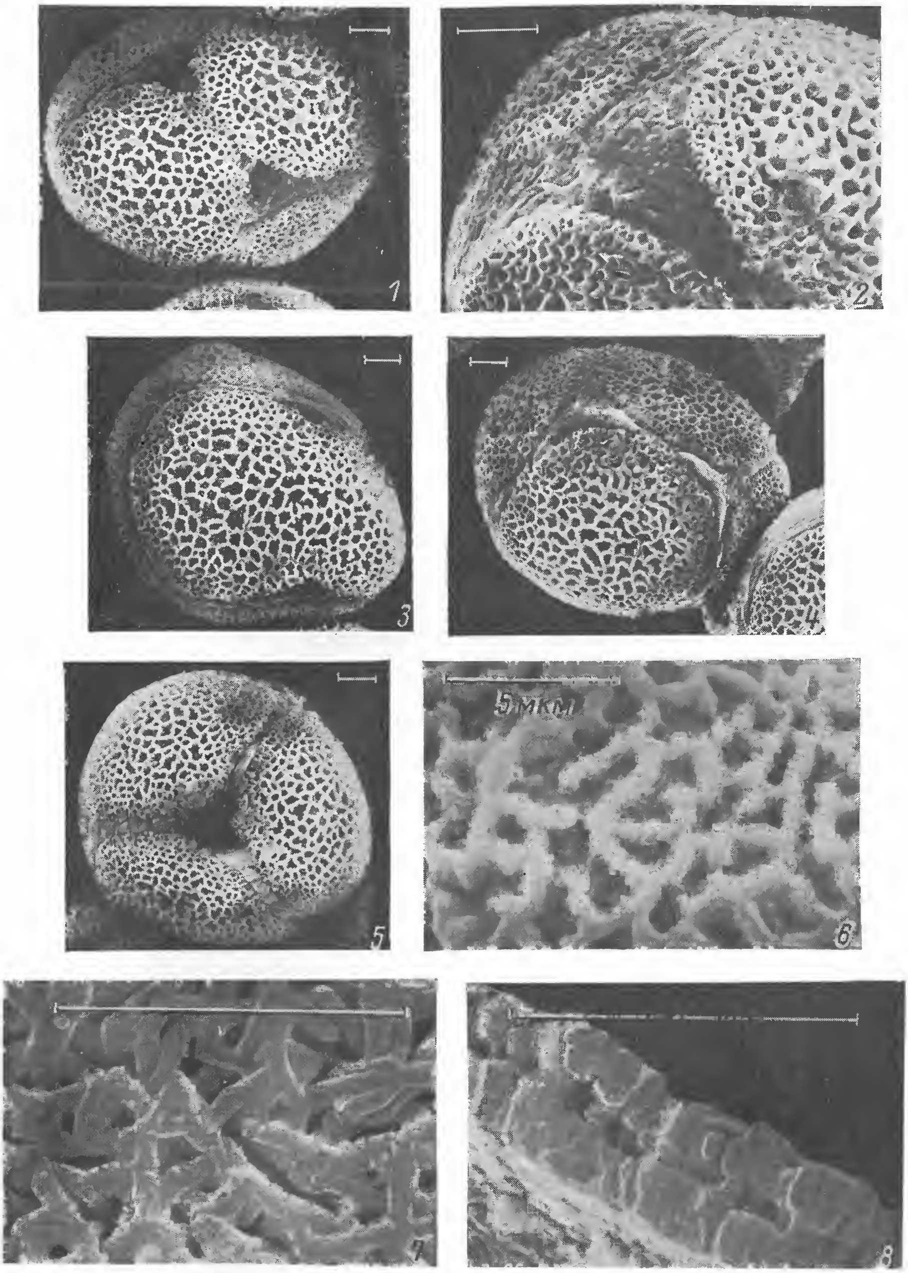
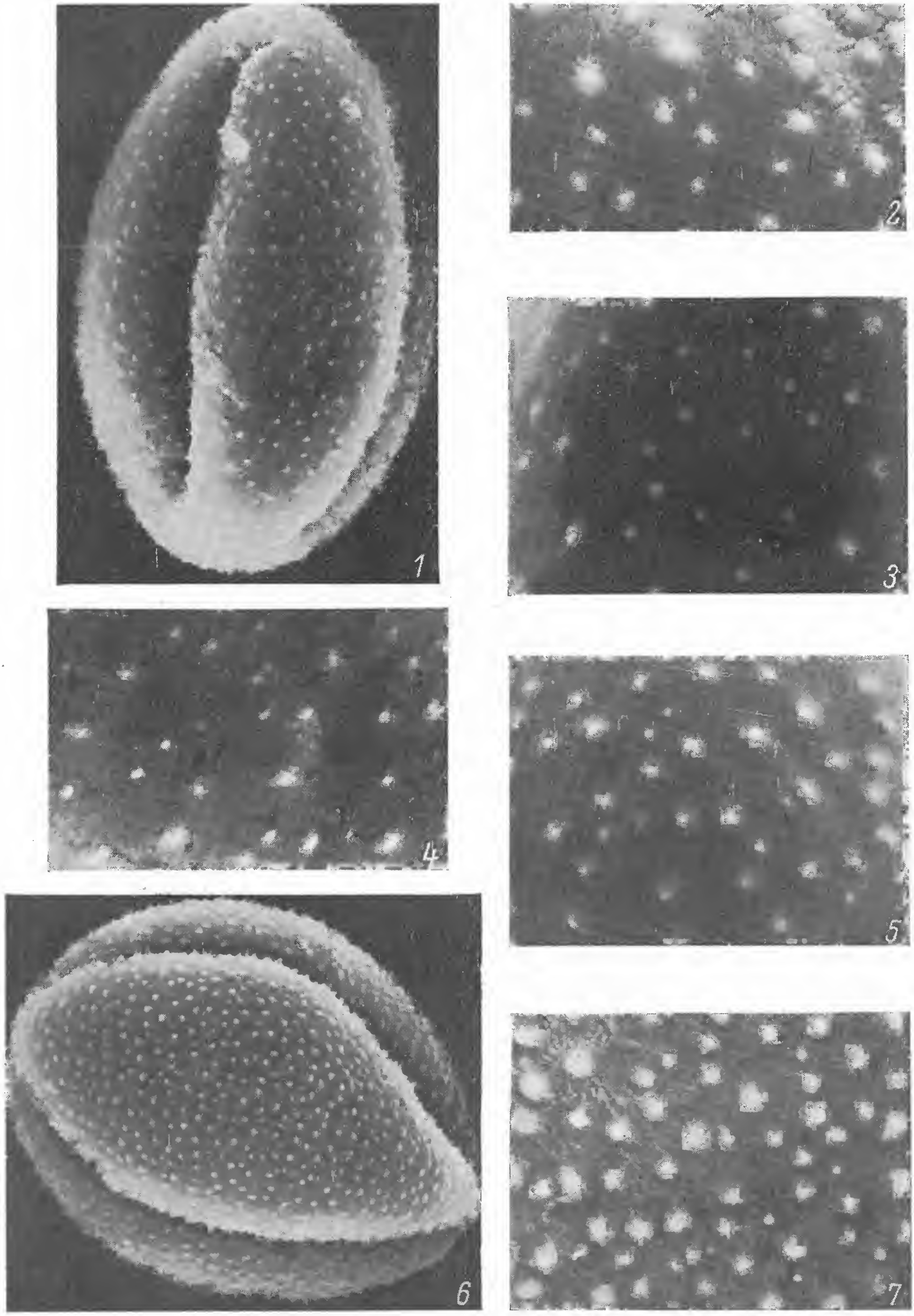


Таблица III
Пыльцевые зерна видов рода *Calochortus*.

1—6 — *C. kennedyi*: *1*, *3—5* — общий вид пыльцевых зерен; *2* — расширенный участок апертуры с бугорчатой мембраной; *6* — сетчатая экзина; *7*, *8* — *C. venustulus*: *7* — струйчатая экзина; *8* — столбиковая эктэкзина, скол через оболочку пыльцевого зерна.

К ст. Р. П. Чаудхари, с. 826



Пыльцевые зерна подвидов *Anemone rupicola* и *A. wendelboii.*

1, 2 — *A. rupicola* subsp. *rupicola* (*1* — ×2400, *2* — ×7500); *3* — *A. rupicola* subsp. *sericea* (×7500); *4* — *A. rupicola* subsp. *reniformis* (×7500); *5* — *A. rupicola* subsp. *laceratoincisa* (×7500); *6, 7* — *A. wendelboii* (*6* — ×2400, *7* — ×7500).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 6, 721—864